59.06 (43) N
c

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

GEGENBAURS

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

59.06(43)R
94

EINE ZEITSCHRIFT FÜR ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

HERAUSGEGEBEN VON

GEORG RUGE
PROFESSOR IN ZÜRICH

SIEBENUNDVIERZIGSTER BAND

MIT 418 FIGUREN IM TEXT UND 3 TAFELN

LEIPZIG UND BERLIN
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

14.64691 Sept. 18

Inhalt des siebenundvierzigsten Bandes

Erstes und Zweites Heft

Ausgegeben am 14. Oktober 1913

Seite

Der Musculus triceps surae in der Primatenreihe. Von Hedwig Frey. (Mit 84 Figuren im Text) 1

Beiträge zur Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Von W. Fr. Langer. (Mit 150 Figuren im Text) 193

Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Vergleichend-anatomische Studien. Von Adolf Pira. I. Das Extremitätenmuskelsystem. (Mit 1 Figur im Text) 309

Drittes und Viertes Heft

Ausgegeben am 4. November 1913

Beiträge zur Myologie der Primaten. II. 1. Die Gruppe: Sterno-cleido-mastoideus, Trapezius, Omo-cervicalis. 2. Die Gruppe: Levator scapulae, Rhomboides, Serratus anticus. Von Adalbert Schück. (Mit 46 Figuren im Text) 355

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion (Kiemenfäden und Kiemenspalten) einiger anuren Amphibien. Von Gunnar Ekman. (Mit 85 Figuren im Text) 419

Über die Entstehung von Kiemenfäden und Kiemenspalten aus transplantiertem, ortsfremdem Ectoderm bei Bombinator. Nachtrag zu vorstehender Arbeit. Von Gunnar Ekman 576

Die Entwicklung der Gonadenanlage und Entstehung der Gonocyten bei Triton taeniatus (Schneid.). Von Helene Abramowicz. (Mit 27 Figuren im Text) 593

Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. II. Das Primordialcranium eines Embryo von Phocaena communis von 92 mm. Von H. M. de Burlet. (Mit 25 Figuren im Text und Tafel I—III) 645

Abnorme Muskeln der Achselgrubenwandungen des Menschen Von Georg Ruge 677

(*Aus dem anatomischen und anthropologischen Laboratorium Zürich.*)

Der Musculus triceps surae in der Primatenreihe.

Von

Dr. phil. **Hedwig Frey,**

Assistentin am anatomischen Institut der Universität Zürich.

Mit 84 Figuren im Text.

In den letzten Jahren sind eine Reihe von Arbeiten erschienen, welchen eine systematische Untersuchung bestimmter Gebiete der hintern Extremität zugrunde lag. Ich erinnere an die wertvollen Untersuchungen über das Hautleistensystem der Primatenplanta (SCHLAGINHAUFEN '05), an die Arbeit von LOTH '08 »Die Aponeurosis plantaris« und diejenige von M. SAWALISCHIN über den »M. flexor communis brevis digitorum pedis«. Es lag nahe, das in Angriff genommene Gebiet weiter auszudehnen und zwar auf die oberflächliche Lage der hintern Gruppe des Unterschenkels.

Der Triceps surae der Primatenreihe muß ein ganz besonderes Interesse wachrufen, da er nicht hat unberührt bleiben können von der großen funktionellen Veränderung, die in dieser Gruppe allmählich vor sich gegangen ist, bis zur Ausbildung des aufrechten Ganges des Menschen. Die Lokomotionsart der verschiedenen Arten wird von wesentlichem Einfluß sein auf die Verhältnisse des Triceps surae. Um Wiederholungen zu vermeiden, unterlasse ich es, die Lebensweise und die Art und Weise der Fortbewegung bei den verschiedenen Primaten zu schildern. Ich beziehe mich auf das in den zitierten Arbeiten Gesagte, zum Teil auch auf die Arbeit von MOLLISON '10.

Auch die Verhältnisse, welche wir bei niederen Säugetieren antreffen, werden für die mannigfachen Zustände in der Primatenreihe bestimmend sein. Man muß sogar bis zu den Amphibien und Reptilien heruntergreifen, um im Verein mit Befunden aus frühen embryonalen Entwicklungsperioden des Menschen den Kreis der Beobachtungen möglichst weit zu ziehen. Nur auf diese Weise wird es

gelingen, ein klares Bild über den Triceps surae zu gewinnen und ihn in seiner Entwicklung, seinem wechselnden Bau und seinen Funktionen zu verstehen.

Nicht überall ist er ein »Triceps surae«, d. i. ein dreiköpfiger Wadenmuskel. Ein dreiköpfiger Muskel ist er erst bei einigen Vertretern der niedern Säugetiere, ein eigentlicher Wadenmuskel wird er erst beim Menschen, da sämtliche Tiere einer Wade entbehren. Die Benennung »Triceps surae« trifft nur für die betreffende Muskelgruppe des Menschen zu. Gleiches gilt für die einzelnen Glieder derselben, den zweiköpfigen Gastrocnemius und den Soleus. Der Name »Gastrocnemius«, der hinter dem Schienbein gelegene Bauch, gibt Lage und Form des Muskels an. »Soleus« wurde gebildet von »Solea«, Seezunge, aus Gründen der Formähnlichkeit. Der Name »Schollenmuskel« drückt die Ähnlichkeit mit dem Plattfisch dieses Namens aus. Beide Muskeln zeigen die durch die Benennung ausgedrückte Form erst beim Menschen. Die Namen wurden nachträglich auf homologe Muskeln anderer Säugetiere übertragen.

In erster Linie werden Ursprungs- und Insertionsverhältnisse dieser Muskeln uns beschäftigen, die ersteren wegen der Verschiebungen, welchen die Muskeln während der phylogenetischen Entwicklung unterworfen sind, die letzteren in Anbetracht der Frage, ob bei den höchsten Säugetieren noch Anklänge an die Plantarinsertion der Fußstrecker bestehen, wie sie bei niederen Wirbeltieren in der Regel vorkommt. Ein Rückblick auf die Zustände der niedern Säuger zwingt dazu, den Soleus als Neuerwerbung anzusehen, aber nicht im Sinn der Glaesmerschen Hypothese als Abkömmling des medialen Gastrocnemius. Dieser stellt sich bei noch weiterem Zurückgreifen auf niedere Wirbeltiere und embryonale Entwicklungsstadien des Menschen als ein von der lateralen Seite stammender Muskel dar, welcher durchaus nicht einen solch konstanten Charakter besitzt, wie allgemein angenommen wird. Auch der Soleus muß eine andere Beurteilung erfahren, die in der Tatsache, daß er sich aus dem zweigelenkigen Gastrocnemius lateralis als eingelenkiger Muskel abgespalten hat, schon einen Hinweis darauf erhält, daß die Umwandlung des Soleus zwecks vermehrter Kraftleistung erfolgt sei. Der ursprüngliche Zusammenhang dieser Muskeln weist uns die Wege, die wir nach Feststellung ihrer Ursprungsverhältnisse bei den einzelnen Primaten einzuschlagen haben. Wir werden feststellen müssen, ob nicht in der Struktur der Muskelbäuche, in der Ausdehnung der Ursprungs- und Insertionssehnen, in der daraus resultierenden Muskel-

bündellänge und ihrer Mächtigkeitsentwicklung ein innerer Zusammenhang bestehe zwischen dem medialen und lateralen Gastrocnemius, ob mit ihrer weiteren Differenzierung diejenige des Soleus in Beziehung gebracht werden könne. Der ungemein variable Bau des menschlichen Soleus soll näher geprüft und von ursprünglich einfachen Zuständen abgeleitet werden. Hieran soll eine Untersuchung der äußern Beziehungen, die zwischen den einzelnen Muskeln bestehen, sich anschließen, so diejenige der Verbindungsart beider Gastrocnemii mit ihrer gemeinsamen Endsehne, deren struktureller Bau schon oft Anlaß zu Erörterungen gegeben hat. Durch die Herbeiziehung aller in Betracht kommenden Umstände kann nach meiner Ansicht eine endgültige Deutung gegeben werden. Auch die Beziehungen des lateralen Gastrocnemius zum Plantaris müssen in gebührender Weise berücksichtigt werden; sie sind nicht nur für den Reduktionsprozeß des Plantaris maßgebend, sondern haben auf den strukturellen Bau des lateralen Gastrocnemius einen nicht zu unterschätzenden Einfluß und somit indirekt auf die von ihm erzeugte Kraftwirkung.

Mit einer Betrachtung der Insertionsverhältnisse des Soleus am Calcaneus gehen wir zur Tricepsendsehne über, welche die von den muskulösen Elementen geleistete Kraft auf den Fuß übermittelt. Dieser kann als ein Hebelapparat aufgefaßt werden, welcher je nach der bei der verschiedenen Lokomotion erforderlichen Kraft und Exkursionsbreite innerhalb der einzelnen Species entsprechende Veränderungen in der Länge seiner Hebelarme aufweist. Die ungleiche Ausbildung der einzelnen Tricepsmuskeln muß bei den verschiedenen Primaten mit den an sie gestellten Anforderungen, also mit dem Lokomotionstypus, im Zusammenhang stehen. Wir werden deshalb auch auf das physiologische Gebiet übergreifen müssen, um den ursächlichen Zusammenhang der verschiedenen Ausbildung und die Arbeit der einzelnen Tricepsmuskeln richtig würdigen zu können. Etwa vorkommende Muskelvarietäten des Triceps surae lassen sich auf Grund eines derartigen Eindringens in das Wesen desselben eher deuten. Darin werden wir durch Herbeiziehung anthropologischer Beobachtungen gefördert; sie befähigen uns, bestimmte Gebiete als besonders der Vererbung unterworfen anzusehen, während andere mehr eine Anpassung an die physiologischen Forderungen bekunden.

Trotzdem die phylogenetischen und ontogenetischen Tatsachen uns zwingen, den medialen Gastrocnemius als den sekundären, den

lateralen als den primären anzusehen, so habe ich doch die Betrachtung über den medialen vorausgenommen, weil er ursprünglich der craniale Muskel gegenüber dem weiter caudal gelegenen lateralen ist.

Untersuchungsmethode.

Sie mußte, wenn es sich auch in der Hauptsache um Weichteile handelt, vielfach zu Messungen greifen, weil wir nur durch sie ein objektives Urteil über die zu vergleichenden Merkmale erhalten. Ich habe die beschreibende Methode auf diejenigen Gebiete beschränkt, wo ein Vergleich mit Zahlen ausgeschlossen ist. Der Grundgedanke der ganzen Arbeit bestimmte die Wahl der zu messenden Merkmale. Die Kenntnis der morphologischen Verhältnisse entscheidet über die Grenzen des Meßbaren. Die verschiedene Größe der Individuen erfordert einen bestimmten Modus, nach dem wir das Maß der einzelnen Merkmale auch wirklich ausdrücken können. Ein Außerachtlassen dieser Forderung zeitigt unbrauchbare Resultate. Als Vergleichsmaß schien mir die Länge der Tibia (= Unterschenkellänge) das zweckmäßigste. Die meisten genommenen Maße sind Längenmaße; sie lassen sich ohne Bedenken auf die Unterschenkellänge beziehen. Für Breiten- bezw. Dickenmaße war ich gezwungen, die vordere Rumpflänge zum Vergleich zu wählen, da die Unterschenkellänge als Längenmaß bei den verschiedenen Species nach der Lokomotionsart eine Verlängerung oder Verkürzung erfahren kann (Mollison '10). Ich habe die betreffenden Fälle bei der Betrachtung erwähnt.

Die Meßpunkte wurden, um möglichste Genauigkeit zu erzielen, mit Nadeln bezeichnet und die Maße vermittelst des Stangenzirkels bezw. des Gleitzirkels abgelesen. Als Maße kamen die folgenden in Betracht:

1. Tibia-(Unterschenkel-)Länge: Gelenkfuge über dem Condylus medialis tibiae — Unterrand des Malleolus medialis tibiae; Richtung parallel der Tibia-Achse.

2. Vordere Rumpflänge: Oberrand der Incisura jugularis sterni — Oberrand der Symphysis ossis pubis (Suprasternale — Symphysion).

3. Höhe der Insertion des Pes anserinus und des Biceps femoris: Plantarfläche — distalster Punkt ihrer Insertion.

4. Länge der beiden Gastrocnemii: Plantarfläche — Ursprung der proximalsten Elemente genannter Muskeln, bei gestrecktem Knie.

5. Übergang der Gastrocnemiusbäuche in die Endsehne: es kamen für den proximalen Meßpunkt mehrere Punkte der Begrenzungslinie

in Anwendung; der distale ist in der Plantarfläche gegeben, d. h. an dem Punkt des Calcaneus, wo dessen Dorsalseite in die Plantarfläche übergeht. Vom phylogenetischen Standpunkt aus scheint mir diese Wahl für Maß 4 und 5 gerechtfertigt; für andere Maße, wo es gleichgültig war, ob dieser oder z. B. der proximalste Punkt des Tuber calcanei verwendet würde, blieb ich der Einheitlichkeit halber bei dem vorher genannten. Für alle Fälle, wo die Entfernung von der Plantarfläche in Betracht kam, wurde der Unterschenkel senkrecht zur Bodenfläche gestellt. Es war oftmals wegen der Steifheit des Fußgelenkes mit Schwierigkeiten verbunden.

6. Höhe der Verwachsung beider Gastrocnemii: Plantarfläche — Stelle, wo die beiden Muskeln durch Präparation nicht weiter getrennt werden konnten.

7. Höhe der Verwachsung von Gastrocnemius und Soleus: analog dem vorigen Maß.

8. Verwachsung des Gastrocnemius lateralis mit Plantaris: Plantarfläche — distaler Endpunkt ihrer Verwachsung.

9. Länge des Plantarisbauches: negativ ausgedrückt durch das Maß der Plantarisendsehne: Plantarfläche — Insertion der distalsten Muskelbündel.

10. Die Breite und Dicke der Tricepsbäuche, sowie

11. die Länge ihrer Muskelbündel wurde an der Stelle der größten Breite oder Dicke genommen.

12. Wadenumfang (Bandmaß) und

13. Höhenlage des größten Wadenumfanges.

Die für die Hebelarme verwendeten Meßpunkte sind in dem betr. Kapitel erwähnt. Einzelheiten, z. B. die Ausdehnung des fibularen Ursprungs des Soleus und die dazugehörigen Messungen an der Fibula, sollen an Ort und Stelle Erwähnung finden.

Aus den Messungsresultaten zog ich jeweils den Mittelwert. Wenn die Abweichungen bei einer Species bedeutende waren, wurde es immer ausdrücklich bemerkt. Von der Berechnung der stetigen Abweichung (Standard deviation) sah ich ab, da einzelne Gruppen eine zu geringe Individuenzahl aufwiesen. Die Mühe, die mit einem solchen Vorgehen verbunden ist, schien mir nicht im Einklang mit dem zu erzielenden Erfolg zu stehen.

Material.

Es besteht aus 49 Extremitäten verschiedener Affen und 120 des Menschen (fast ausschließlich Zürcher Kanton). An 79 menschlichen

Extremitäten wurden sämtliche Messungen vorgenommen, bei den übrigen 41 wurde nur ein Teil aufgenommen, um sie zur Statistik derjenigen Merkmale mit zu verwenden, bei denen eine möglichst große Zahl von Beobachtungen erforderlich war. Das Affenmaterial wurde mir von den Leitern des anatomischen und anthropologischen Institutes in Zürich zur Verfügung gestellt. Ich bin ihnen dafür, sowie für vielfache Anregungen und das Interesse, das sie der Arbeit stets entgegengebracht haben, zu aufrichtigem Dank verpflichtet. Die Untersuchungen am Menschen wurden im Zürcher Präpariersaal ausgeführt.

Was die Systematik der Affen und Halbaffen anbelangt, so habe ich mich an die erwähnten Arbeiten von Schlaginhaufen '05, Loth '08 und Sawalischin '10 angeschlossen. Die untersuchten Individuen verteilen sich folgendermaßen auf die Species:

I. Prosimiae.

	Zahl der Individuen:
Fam. Lemures	
Subfam. Lorisinae: *Nycticebus tardigradus*, Fischer	4
- Galaginae: *Galago garnetti*	2
- Lemurinae: *Lemur macaco*	4
- *rufus*	1
- *catta*	1

II. Simiae.

1. Platyrrhinae.

Fam. Hapalidae: *Hapale jacchus*	3
- *penicillata*	3
Fam. Cebidae:	
Subfam. Cebinae: *Cebus flavus*	2
- *apella*	2
Ateles ater	3

2. Catarrhinae.

Fam. Cercopithecidae	
a) Subfam. Cercopithecinae	
Papio (*Cynocephalus*) *babuin*	2
- *hamadryas*	2
- *maimon*	1

	Zahl der Individuen:
Cercocebus fuliginosus	1
Macacus cynomolgus	4
Cercopithecus sabaeus	2
- *callithrichus*	1
b) Subfam. Semnopithecinae	
Semnopithecus entellus	1
- *melanophus*	1
- *maurus*	1
- *Kelaarti*	1
Fam. Simidae	
Subfam. Hylobatidae:	
Hylobates syndactylus	2
- *leuciscus* (Mülleri)	2
Subfam. Anthropomorphae:	
Simia satyrus (Orang utan)	1
Anthropopithecus troglodytes (Schimpanse)	1
Gorilla gorilla	1
Homo sapiens	120

Überblick über den M. triceps surae in der Wirbeltierreihe.

»M. triceps surae« ist der bei den höhern Säugetieren gemeinschaftliche Name für eine Muskelgruppe, die bei den niedern Wirbeltieren wohl schon vorhanden ist, aber nicht in derselben Art der Anordnung und Ausbildung. Bei den höhern Säugern versteht man unter ihm die beiden Mm. gastrocnemii und den Soleus, welche sich in einer gemeinsamen Endsehne vereinigen oder unter Verwachsung ihrer distalen Partien gemeinsame Insertion am Calcaneus haben. Zu ihnen, als der oberflächlichen Muskelgruppe auf der Hinterseite des Unterschenkels, gesellt sich der Lage nach der M. plantaris, der sich ihnen im Laufe der Phylogenie auch durch Funktionswechsel nähert. Da sich meine Untersuchungen auf die Vertreter der Primaten beschränken, so benützte ich die Literatur, um ein möglichst vollständiges Bild der Muskelgruppe aus den ermittelten Befunden zusammenzustellen. Die spärlichen Angaben ergänzte ich noch durch eigene Untersuchung an Caviiden.

In der Einteilung und Benennung der Tierklassen und ihrer Vertreter richtete ich mich nach Schmidt '12.

Amphibien:

Die Muskelgruppe zeigt sich bei den Amphibien in anderer

Anordnung, und die Namensbezeichnung gestaltet sich schwierig, wenn man die homologen Muskeln feststellen möchte. Richtet man sich nach deren Funktion, so werden leicht falsche Schlüsse gezogen. Hoffmann '78. 89 wählt deshalb als Bezeichnung den Ursprung und die Insertion des Muskels. Die dem Triceps surae der höhern Tiere homologe Gruppe wird hier gebildet durch die Verbindung des »Caudopedal« mit der »Pronato-flexor-mass« (Humphry '72, S. 340 u. 358). Erstere, ein Abkömmling der ventralen Körpermuskulatur, wird im Abschnitt des Unterschenkels dargestellt durch oberflächliche Lagen der oberflächlichen Muskeln und deren Sehnen (S. 359), am Fuß durch die Plantarfascie. Die Pronato-flexor-Masse wird gebildet durch die in der Gegend der Insertion der Unterschenkelbeuger entspringende, z. T. mit ihr verwachsene Muskelplatte, die vom Femur bezw. von der Fibula zu den Zehen verläuft (Humphry '72, S. 360 u. '72. 24). Hoffmann ('78, S. 155) nennt die Gruppe bei den Urodelen: M. femoro-fibulae-digiti I—V. Nach ihm ist der Muskel einköpfig und entspringt vom Epicondylus lat. fem. und von der ganzen Länge der Fibula, geht direkt in die Planta über und inseriert dort an den Metatarsalknochen, bezw. an den Phalangen. Bei den Anuren nennt er ihn Bi-femoro-plantaris; er entspringt (S. 168) mit 2 Köpfen. Der erste und bei weitem stärkere geht vom Femur und vom Os cruris, der andere aus der Insertionssehne des Ileo-femoro-cruralis hervor. Beide vereinigen sich zu einem kräftigen Muskelbauch, der distalwärts in eine starke Sehne übergeht. Die äußere Fläche des Muskels wird von einer starken Fascie bekleidet, wohl das Homologon zu dem von Humphry beschriebenen »Caudo-pedal«. Von einem differenzierten Soleus ist noch nichts vorhanden. Wir können vielleicht den fibularen Ursprung des Muskels als den Anfang eines solchen ansehen. Ziemlich deutlich geht aus der Beschreibung hervor, daß der Hauptteil des Muskels von der lateralen Seite entspringt, bei den Urodelen sogar ausschließlich.

Reptilien:

Nach Fürbringer (zitiert von Hoffmann '84, S. 648) »sind es 2 selbständige Muskeln. Der eine M. epitrochleo-tibio-metatarsalis ventralis (= Gemellus int.) bildet einen breiten dünnen Muskel, der ganz oberflächlich auf der Beugeseite des Unterschenkels liegt. Er entspringt vom Condylus int. fem. und vom obern Teil der Tibia und geht in eine Endsehne über, die sich mit der des Epitrochleo-tibio-metatarsalis-ventralis-fibularis (s. Gemellus ext.) verbindet und zum Metatarsus geht, wo sie sich in eine Aponeurose verbreitert und

an den Metatarsalknochen I. II. V. inseriert. Der M. epitrochleo-metatarsalis-ventralis-fibularis entspringt tiefer vom Condylus ext. fem. und steht mit einer vom Subcaudalis kommenden Sehne in Verbindung«.

Tab. 1 soll in Kürze die Resultate verschiedener Autoren über die Befunde bei den Reptilien zusammenfassen. Wir sehen, daß der Muskel fast durchweg zweiköpfig ist. Der mediale Kopf entspringt häufig von der Tibia, der laterale konstant oberhalb der Gelenkspalte, einzig bei Chamaeleon von der Cartilago interarticularis. Er scheint also auf phylogenetisch tiefer Stufe schon vom Femur seinen Ursprung zu nehmen. Beide Köpfe vereinigen sich in der Regel distalwärts,

Tabelle 1.

Reptilien: die dem Tric. surae entsprechende Muskelgruppe.

	Autor	Urspr. des med. Kopfes	Urspr. des lat. Kopfes
Reptilien i. allgem.	Fürbringer	Cond. int. fem. + ob. Teil der Tibia	Cond. ext. fem. + Ins.-sehne des Subcaud.
Hatteria	Hoffmann	Rück- + Fibularfläche der Tibia	Endsehne des Caudi-fem.
Iguana	Mivart	Cond. int. fem.	Femur oberh. Cond.
Chamaeleon	-	Hint. Fläche d. Tibia + Lig. internum	Cartilago interartic.
Krokodile	Hoffmann	Hinterfläche des Kopfes + prox. Drittel der Tibia	Laterale u. hintere Fläche des Cond. ext.

und die gemeinsame Endsehne geht in die Fascia plantaris über, bezw. in die Metatarsalia. Von einer dem Soleus homologen Bildung besteht noch keine Spur. Nach Testut '84, S. 653 (Zitat von Humphry) soll sogar der mediale Gastrocnemius bei einigen Reptilien fehlen.

Vögel:

Was diese Muskelgruppe bei den Vögeln anbelangt, so liegen in der Literatur nur spärliche Angaben vor. In dem klassischen Werke von Fürbringer ('88, S. 1066) »Über die Morphologie und Systematik der Vögel« hat die Muskulatur der hintern Extremität wenig Beachtung erfahren.

Nach Testut ('84, S. 651) entspringt der mediale Kopf nicht nur vom Condylus internus fem., sondern man sieht seinen Ursprung sich erstrecken »sur tout l'espace qui sépare les deux Condyles et atteindre le Condyle externe«. Nach dem gleichen Autor (Zitat von Alix) soll der Schwan überhaupt keinen medialen Gastrocnemius besitzen.

Humphry ('72, S. 360) betont, daß die Hauptbestandteile der Muskelgruppe von der fibularen Seite kommen; die Ausdehnung nach der tibialen sei verbunden mit der Verwachsung seines Ursprungs mit der Insertion des M. semimembranosus. Also einerseits besteht eine nicht zu leugnende Annäherung des medialen an den lateralen Ursprung, anderseits läßt sich eine Hervorhebung des lateralen über den medialen Ursprung, ja zuweilen das gänzliche Fehlen des letztern, erkennen.

Mammalier:

Bei den Monotremen findet Leche ('98, S. 895) nach Westling nur einen medialen Kopf, der am Condylus med. fem. entspringt und in der Mitte des Unterschenkels in die Endsehne übergeht. Deren laterale Hälfte verbindet sich mit dem von der Fibula entspringenden Soleus. Die gemeinsame Endsehne inseriert am Tuber calcanei. Diese Verhältnisse bestehen bei *Echidna* und *Ornithorhynchus*. Meckel '28, S. 630 und Glaesmer '08, S. 39 machen übereinstimmende Angaben über das Caput mediale, dagegen sind sie der Ansicht, daß der von der Fibula, bezw. von deren schaufelförmigem Fortsatz entspringende Muskel, der nach Westling und Mivart ein Homologon des Soleus der höhern Tiere ist, der Gastrocnemius lat. sei. E. Glaesmer '08, S. 48 und '10, S. 158 läßt sich dabei von der Ansicht leiten, daß der Gastrocnemius lateralis im Laufe der Phylogenie von der Fibula auf das Femur emporgestiegen sei. Ich zweifle nicht daran, daß ein Vergleich der Struktur der betreffenden Muskeln unzweideutige Resultate zeitigen werde. Die Untersuchung des Triceps surae der Primaten und dessen Struktur lassen mich eher vermuten, daß der ursprünglich am Femur entspringende Gastrocnemius lat. durch Übergreifen seines Ursprungs auf die Fibula die erste Ausbildung eines Soleus eingeleitet hat. Er kann dann, wie bei den Monotremen, bei einer distalwärts erfolgten Ausdehnung seinen alten Standort verlassen haben, während er ihn bei den meisten höheren Formen behauptet als ein von den niedersten Wirbeltieren übernommenes Erbstück. Die Entwicklung eines eingelenkigen Muskels aus dem von der niedersten Stufe an zweigelenkigen Gastrocnemius lat. liegt eher im Sinne einer progressiven Entwicklung. Durch einen solchen wird eine größere Spezialisierung der Bewegung und eine vermehrte Kraftleistung ermöglicht. Durch diese und andere Gründe, die sich aus meinen Untersuchungen ergeben, glaube ich derartige Rückschlüsse auf die Verhältnisse bei niedern Säugern ziehen zu dürfen.

Tab. 2 faßt die Resultate der Autoren zusammen. Wir ersehen

aus ihr, daß die eine Richtung (Leche '98 nach Westling '89 und Mivart '66) die Muskelgruppe vertreten sieht durch den Gastrocnemius med. und den Soleus, die andere (E. Glaesmer und Meckel)

Tabelle 2.

Triceps surae der Monotremen:

	Autor	Ursprung med. Gastr.	Ursprung lat. Gastr.	Soleus-Ursprung
Ornithorhynchus	Leche '98	Cond. med.	fehlt	Fortsatz des Capit. fibulae
Echidna	-	- -	-	Fortsatz des Capit. fibulae
Ornithorhynchus	Meckel '28	- -	Fibula	fehlt
-	Glaesmer '08	Epicond. med.	Schaufel d. Fibula	fehlt
Echidna	-	- -	Schaufel d. Fibula	-

durch beide Gastrocnemii, während ein Soleus fehlt. Die gemeinsame Insertion am Tuber calcanei ist von allen festgestellt.

Die Marsupialier nehmen in bezug auf diese Muskelgruppe eine eigentümliche Stellung ein. Das Cap. med. gastrocnemii ist konstant und entspringt (Leche '98, S. 895, Parson '98, S. 750, Playfair und Murrich '04, S. 50, Glaesmer '08 und '10, S. 206) vom Condylus bezw. Epicondylus med. femoris. Das Caput laterale hat einen ausgedehnten Ursprung von der Rückfläche des Femur über den Condylus lat., das Lig. collat. fib. bis auf die Fibula herunter, ja z. T. vom lat. Rand der Patella. Parson '98, S. 750 bemerkt, daß ein solcher Ursprung besonders Tieren mit hüpfender Fortbewegung zukomme. Die beiden Muskeln können früh verwachsen (*Perameles*, *Phascolomys*, *Macroscelides*), oder die Verwachsung betrifft nur den proximalsten Teil, die Endsehne (*Didelphys marsupialis*). Sie können aber auch getrennt am Tuber calcanei inserieren (Känguruh, Vrolik '41, S. 36). Ein Soleus fehlt nach Angabe sämtlicher Autoren. E. Glaesmer '10, S. 207 bemerkt jedoch, daß die ersten Anfänge eines solchen wahrscheinlich durch diejenigen Fasern des Caput lat., welche am Capitulum fibulae und an der Streckseite der Unterschenkelfascie ihren Ursprung nehmen, repräsentiert werden. Ich gebe in Tab. 3 die Resultate der verschiedenen Autoren und glaube, es sei aus ihr

ersichtlich, daß der laterale Gastrocnemius einen konstanten Ursprung am Condylus, bezw. Epicondylus fem. hat. Seine distale Ausdehnung führt dann zu einem fibularen Ursprung, welcher den Anfang eines

Tabelle 3.

Triceps surae bei den Marsupialiern:

	Autor	Ursprung d. med. Gastr.	Urspr. d. lat. Gastr.	Urspr. d. Soleus
Känguruh	Parson '98	Facies dors. + med. Condyl. med.	Facies lat. Condyl. lat. + Fac. lat. patellae	fehlt
Dasyuridae	Leche '98	Cond. fem. + Fac. poplit.	wie gewöhnl.	
Cuscus	-	wie gewöhnl.	wie gewöhnl. + prox. $^2/_3$ d. Fibula, Fac. lat.	intim. verb. mit Gastr. lat.
Opossum (*Didelph. virginiana*)	Playfair u. Murrich '04	Cond. med.	Cond. lat. + fac. med. + lat des Sesamb. + Fac. post fibulae	fehlt
Dasyuridae Notorycidae Phalangeridae	Glaesmer '08	Epicond. med.	1) Epic. lat. + 2) Lig. genu lat. 3) + Meniscus + 4) Cap. fib. + 5) Fascie d. Peron.-muskeln	fehlt (mögl. daß in Urspr. 4 + 5 ein Sol.-Anfang)
Phascolomys	Glaesmer '10	- -	Epicond. + Lig. coll. fib. + Capit. fib. + Fasc. d. Streckseite	fehlt (Urspr.-Anfang in Urspr. Cap. fib.?)
Didelphys marsupialis	-	- -	Epicond. + Lig. coll. fib. + Capit. fib. + Fasc. d. Streckseite	fehlt (Urspr.-Anfang in Urspr. Cap. fib.?)
Didelphys crassicaudata	-	- -	Epicond. + Lig. coll. fib. + Capit. fib. + Fasc. d. Streckseite	fehlt (Urspr.-Anfang in Urspr. Cap. fib.?)
Perameles obesula	-	oberhalb Cond. med.	Femur oberh. Condyl. + Lig. collat. fib. + Patella lat. Rand + Cap. fib.	fehlt (Urspr.-Anfang in Urspr. Cap. fib.?)

Soleus darstellt. Die Verhältnisse bei den Marsupialiern nähern sich also denen der höhern Säugetiere, bei welchen das Vorkommen des dritten Muskels die Regel ist, während bei den Monotremen nach der Ansicht von E. Glaesmer der later. Gastrocnemius noch auf der Fibula beharrt, nach meiner Ansicht aber die bei den Marsupialiern ausgesprochene Tendenz einer Ausdehnung auf die Fibula so weit fortgeschritten ist, daß sich ein Soleus herausbildete auf Kosten des Gastrocnemius lateralis, dessen Ursprung am Femur durch die distale Wanderung verloren ging.

Monodelphier: Die Insectivoren zeigen einen konstanten Ursprung der beiden Gastrocnemii vom Epicondylus med. bezw. lat. femoris (Glaesmer '10, S. 229, A. Ärnbäck '07, S. 484). Für die Soriciden erwähnt A. Ärnbäck zudem ein Übergreifen des lateralen Gastrocnemius-Ursprungs auf die Fibula. Der Soleus fehlt vereinzelt; wenn er vorhanden ist, entspringt er vom Capitulum fibulae, z. T. noch von der lateralen Seite der Fibula.

Tab. 4 legt die durch beide Autoren konstatierten Ursprungsverhältnisse dar. In der Mitte des Unterschenkels verbinden sich nach Angabe beider Autoren die Muskeln und inserieren mit gemein-

Tabelle 4.
Triceps surae der Insectivoren:

	Autor	Urspr. Gastr. med.	Urspr. Gastr. lat.	Urspr. Soleus
Soriciden	Ärnbäck '07	Cond. med.	Cond. lat. + prox. Ende Fibula	prox. Ende Fibula
Erinaceus	-	- -	Cond. lat. prox. Ende Fibula	-
Erinac. europ.	Glaesmer '10	Epicond. med.	Epicond. lat.	Cap. fib. + ob. lat. Viertel der Fibula
Talpa europaea	-	- -	- -	fehlt
Sorex araneus	-	- -	- -	-
Macroscelides	-	- -	- -	Capit. fib.
Talpa	Parson '98			zu gewöhnl. Urspr. eine Andeut. eines tib. Urspr.

samer Sehne am Tuber calcanei. Bei *Macroscelides* fand E. Glaesmer '10, S. 226 die am Calcaneus inserierte Sehne sich auf die Planta fortsetzen und sich an den Mittelphalangen V IV III II inserieren. Der Soleus scheint noch nicht ganz konstant zu sein. Selbst in der Familie der Soriciden kann er vorkommen (Ärnbäck) oder fehlen (Glaesmer).

Über die Dermoptera (= Galeopitheciden) und Chiropteren finde ich nur einige Angaben bei Leche '98, S. 895. Nach denselben sind die Gastrocnemii bei den Galeopithecidae wenig stärker als die sehr schwachen der Chiroptera. Unter den letztern ist bei *Pteropus* das Caput mediale nur durch Bindegewebe vertreten; bei *Megaderma* fehlt ein lateraler Kopf gänzlich. Der Soleus fehlt bei beiden Ordnungen. Es sind also ganz eigenartige Verhältnisse, die in der abweichenden Bewegungsart ihre Erklärung finden können.

Bei den verschiedenen Vertretern der Edentaten variieren die Zustände bedeutend. Tab. 5 gibt übersichtlich die durch Humphry '68 und '70 und Glaesmer '10 gewonnenen Resultate. Danach sitzt der Ursprung des medialen Gastrocnemius meist auf dem Condylus med. fem., von hier aus seltener etwas tiefer ansetzend, in vielen Fällen oberhalb desselben. Nach Vrolik '41 soll er sogar bei *Bradypus* von der Linea aspera fem. entspringen. Der laterale Kopf kommt vom Epicondylus, vom Condylus oder oberhalb des letztern von der Facies dorsalis femoris.

Humphry '68 erwähnt noch einen fibularen Ursprung. Ob dieser nicht ein Soleus-Ursprung oder wenigstens ein aus dem Caput lat. sich differenzierender Soleus sei, kann vermutet werden; denn es ist dies der einzige Fall, wo ein Soleus fehlt. Die Verwachsung beider Köpfe bezw. ihrer Sehnen erfolgt in der Mitte des Unterschenkels (*Myrmecophaga*) oder tiefer (*Bradypus, Dasypus*). Es kommen aber auch Fälle vor, wo sie nicht (*Chlamydophorus, Bradypus* nach Leche), oder der mediale Kopf mit nur einem Teil des lateralen (*Orycteropus aethiopicus*) sich vereinigen. Der Soleus entspringt in der Regel vom obern Teil der Fibula; er kann sich aber weit distalwärts an derselben befestigen oder mit der Fascie der Streckseite in Beziehung treten. Bei *Myrmecophaga jubata* ist sogar ein tibialer Ursprung beobachtet worden. In der Regel inserieren beide Gastrocnemii einerseits und der Soleus anderseits getrennt am Calcaneus; in den Fällen aber, wo sich die ersteren nicht verbinden, verwächst der Gastrocnemius lat. mit dem Soleus über dem Tuber zu gemeinsamer Insertion. *Myrmecophaga* weist eine Verbindung eines Teils der Gastrocnemiussehne mit dem M. flexor

	Autor	Ursprung: Gastr. med.	Verwachs. beid. Gastr.	Ursprung: Gastr. lat.	Insertion G. med.	Insertion G. lat.	Ursprung des Soleus	Insertion des Soleus
a. Nomarthra:								
Orycteropus capensis	Humphry '68	Cond. med.		S; Cond. lat. + Capit. fib.			fehlt	
Orycteropus aethiopicus	Glaesmer '08	Epicond. med. + Lig. gen. coll. tib.	G. med. m. 1 T. v. G. lat.	S; Epic. lat. fem.	mit 1 Teil von G. lat.	1. T. m. G. med. 2. T. m. Sol.	Fortsatz des Capit. fibulae	selbst. a. Calcan. verw. m. 1. T. G. lat.
Manis	Glaesmer '08	Cond. u. Epic. med.	Mitte d. Unterschenk.	Epic. lat.	Calcaneus		Capit. fib. + Fasc. der Streckseite	selbst. a. Calcan.
-	Humphry '70	Cond. med. (verw. m. Add.)		Cond. lat.			Facies post. fibulae (i. fast ganz. Länge)	- - -
b. Xenarthra:								
Bradypus didactylus	- -	dir. über Cond.	nicht verw.	Cond. lat. + Fac. post. fem.	lat. Rand	med. Rand Calcaneus	Ob. Teil d. Fib. + Epic. lat. (Sesambein d. Poplit.)	selbst. an med. Seite d. Calcaneus
Bradypus tridactylus	Glaesmer '08	Epic. med.	Malleolenhöhe	Epic. lat.	Calcaneus		Capit. fib. + ob. 2 Dritt. d. Tibiakante	selbst. a. Calcan.
Bradypus vulgaris = Aï	Humphry '70	Cond. med.	nicht verw.	Cond. lat.	med. Rand Calcan.		Fac. post. fibulae (obere 2 Drittel)	selbst. vor Gastr.
Myrmecophaga (= Anteater)	- -	- -	Mitte Bein	Epicond. (= Sesamb. d. Poplit.)	- - -		Fac. post. fibulae (obere Hälfte)	selbst. fibul. Rand des Calcaneus
Myrmecophaga jubata	Glaesmer '08	Epic. med.	- -	Epic. lat.	Mitte u. Unterseite des Calcan. (einige Fasern in Flex. brevis)		Capit. fibulae + ob. Viertel der Tibia	selbständig
Dasypus sexcinctus	Glaesmer '08	oberh. Cond. med. (v. 1 Proc.)	oberhalb Calcaneus	- -	z. T.: Tub. calcan. z. T.: Fasc. plant.		Fac. lat. capit. fib. + Fasc. d. Strecks.	z. T. selbst. i. Calc. z. T. verw. m. Gastr. oberhalb Calcan.
Tolypeutes tricinctus	Glaesmer '08	Epic. med.	dsgl.	- -	Calcaneus		Capit. fib. + Fasc. der Streckseite	Verw. direkt über Tuber calcan.
Chlamydophorus truncatus	Glaesmer '08	dicht über Cond. med.	nicht verw.	dicht über Cond. lat.	selbständ. a. Calc.	verw. mit Soleus	Proximales Drittel der Fibula	Verw. m. G. lat. in Calcan.

brevis auf, *Dasypus* mit der Fascia plantaris, die bedeckt ist von der Plantarissehne.

Beide Gastrocnemii entspringen also in beträchtlicher Höhe, der Soleus hat seinen Ursprung ziemlich stark distalwärts verlegt und zeigt auch gegenüber den Gastrocnemii eine große Selbständigkeit. Diese haben sich durch weitgehende Trennung z. T. stark differenziert. Andeutungen an ihre frühere Verbindung mit der Planta sind noch vorhanden.

Rodentier. Ich finde über sie nur spärliche Angaben. Leche '98, S. 896 hebt hervor, daß der Soleus bei *Erethizon* sehr stark sei und bei *Cavia* und *Hydromis* einen fibularen Ursprung aufweist. Playfair und Murrich '04, S. 50 u. 52 bemerken über die Muriden, daß die beiden Gastrocnemii von den Condylen entspringen, der lat. Kopf, dessen Ursprungssehne ein Sesambein einschließt, durch eine aponeurotische Ausbreitung mit der Patella in Verbindung steht. Beide Köpfe verbinden sich hoch oben, ihre Endsehne auch mit dem am obern Teil der Fibula entspringenden Soleus. Um diese Angaben zu ergänzen, habe ich *Cavia cobaya* untersucht. Der mediale Gastrocnemius entspringt ohne Sesambein vom Condylus medialis und oberhalb davon vom Femur, als breiter, kräftiger Muskel, der laterale Gastrocnemius vom Condylus lat. und Epicondylus mit eingelagertem Sesambein, ebenfalls als kräftiger Muskel. Im obern Drittel verbinden sie sich durch eine feine Sehne. Die fleischigen Bäuche gelangen aber nicht zur Verschmelzung, so daß beide Köpfe eigentlich bis zum Übergang in die Endsehne getrennt bleiben. Der laterale Kopf reicht bis zur Mitte des Unterschenkels; der stärkere mediale ist etwas länger. Die medialen Sehnenfasern der gemeinsamen Endsehne ziehen dorsal von den lateralen zum lateralen Rande des Calcaneus, die letztern an den medialen Rand desselben; sie schieben sich also fächerartig hinter- bezw. voreinander. Die Sehne dreht sich gewissermaßen um sich selbst. Der Soleus, ein schwacher Muskel, der am Capitulum fibulae entspringt, geht selbständig zum Tuber calcanei; nur seine dorsalen Partien verwachsen ein wenig mit der Endsehne der Gastrocnemii. Die Beziehungen des Gastrocnemius lat. zum Plantaris sind im proximalen Abschnitt noch innige, dagegen geht die Plantarissehne im distalen Teil unmittelbar in die Aponeurosis plantaris über. Es bestehen also drei wohldifferenzierte Muskeln mit den typischen Ursprüngen, ohne Andeutungen an Zwischenstadien.

Über die Carnivoren habe ich die Resultate verschiedener

Autoren auf Tab. 6 zusammengestellt. Es sind nur dürftige Angaben, die kaum über die Bestimmung hinausgehen, ob der eine oder andere Muskel vorhanden ist oder nicht. Nach neuern Angaben (Ellenberger und Müller '96, Martin '04) liegen beide Gastrocnemius-Ursprünge bei den Fissipediern ziemlich hoch am Femur, oberhalb der Condylen, stets ein Sesambein einschließend, nach ältern Angaben (Humphry '68, Gruber '78, Leche '98) etwas tiefer. Playfair und Murrich '04 stellten eine aponeurot. Ver-

Tabelle 6.

M. triceps surae bei den Carnivoren:

	Autor	Urspr. G. med.	Urspr. G. lat.	Verw. beider Gastr.	Urspr. d. Soleus	Ausbild. Solei.
1. Fissipedier						
Canis	Humphry '72	S; verw. mit Add. magn.	S; verw. mit Caudofemoro			
-	Ellenberger u. Müller '96,	S; dist. Ende Femur	S; dist. Ende Femur	Verw.	fehlt	
-	Martin '04	S; Fossa plantaris oberhalb Condylen; S		-	-	
Felis domestica	Ellenberger u. Müller '96	S; dist. Ende Femur	S; dist. Ende Femur	-	prox. Hälfte Fibula	gut entw.; Triceps Bild.
Felis domestica	Martin '04	S; Fossa plantaris oberhalb Condylen; S		-	prox. Teil Fibula + Fasc. crur.	gut entw.; Triceps
Felis domestica	Playfair u. Murrich '04	Cond. med.	Cond. lat. + Lig. patellae; S	hohe Verw.	ob. Teil Fibula	Verw. über Calc.
2. Pinnipedier						
Phoca	Humphry '68	Cond. med. + Innenrand Tibia	Cond. lat.			
-	Leche '98	Cond. med. + ob. Ende Tibia (fib. Fl.)	Cond. lat. + Cap. fib.		fehlt	
Macrorhinus	- -	gewöhnl.	gewöhnl. + Fib. Urspr.			

S = Sesambein

bindung des Gastrocnemius lat. mit der Patella fest. Ein Soleus kommt nur bei den Feliden vor; sein Ursprung greift distalwärts ziemlich weit über das Capitulum fibulae herab. Was den fibularen Ursprung des Gastrocnemius lateralis bei *Phoca* und *Macrorhinus* (LECHE), sowie den dritten Kopf des Gastrocnemius bei *Phoca* (HUMPHRY '68) betrifft, so bin ich geneigt, diese Bildungen als Anfänge eines Soleus anzusehen. Es bestehen also wohlentwickelte Gastrocnemii. Da außer bei den Feliden ein Soleus fehlt, so kommt es nur bei letztern zu einer Triceps-Bildung.

Tabelle 7.
Triceps surae der Ungulaten:

	Autor	Urspr. G. med.	Urspr. G. lat.	Verw. Gastr.	Urspr. Soleus	Soleus: Ausbild. u. Insertion
1. Perissodactylen						
Pferd	MECKEL '28	fast Mitte Femur				
-	ELLENBERGER u. MÜLLER '96	üb. Condylen (an rauh. Stll.)		Mitte U.-schenkel	Capit. fib.	schwach. Muskel; Verwachsg. mit lang. Sehne über Calcan.
-	MARTIN '04	- - -		-	- -	dsgl.
Tapirus indicus	MURIE '72	wie gewöhnl.		-	Cond. fem. (Fac. post. lat.)	sehniger Bauch; z. T. Ins. in Gastr. z. T. - - Calc.
2. Artiodactylen						
Nonruminantien *(Sus)*	ELLENBERGER u. MÜLLER '96	wie Pferd	wie Pferd	Verw.	Cond. lat. fem. u. prox. Teil Fibula u. Lig. patellae	Verw. zu Triceps
-	MARTIN '04	-	-	-	dsgl.	- - -
Ruminantien	ELLENBERGER u. MÜLLER	-	-		Fibula	schwach. M.
-	MARTIN	-	-		-	- -

Die Perissodactylen unter den Ungulaten (Tab. 7) weisen einen sehr hohen Ursprung beider Gastrocnemii auf. Nach übereinstimmenden Angaben der Autoren handelt es sich um kräftige Muskeln, die in beträchtlicher Höhe miteinander verwachsen. Der Soleus ist ent-

sprechend der fortgeschrittenen Reduktion der Fibula ein äußerst schwacher Muskel, der mit langer Sehne über dem Calcaneus in die Gastrocnemiussehne übergeht. Nach MARTIN liegt er außerhalb der gemeinsamen Muskelscheide. Der Soleus ist bei *Tapirus indicus* (MURIE '72, S. 162) durch Verharren seines Ursprungs auf dem Condylus fem. und durch die Ausbildung eines sehnigen Bauches eigenartig. Artiodactylen verhalten sich wie das Pferd; auch bei ihnen geht mit der Reduktion der Fibula eine schwache Soleusausbildung Hand in Hand. Der ansehnliche Soleus von *Sus* hat neben dem Ursprung von der wohlausgebildeten Fibula den ursprünglichen Zusammenhang mit dem Femur bewahrt.

Aus der bisherigen Betrachtung geht vor allem die Tatsache hervor, daß beide Gastrocnemii schon in ihren ersten Anfängen vom Femur entspringen, bei den Amphibien vorzugsweise von dessen lateraler Seite. Die Festsetzung des Gastrocnemius med. auf dem medialen Condylus fem. vollzieht sich sehr früh; die nicht selten geringen Ausdehnungen proximal- oder distalwärts mögen in funktioneller Anpassung erfolgen. Die bei den niedersten Klassen zuweilen auftretende Ausdehnung des lateralen Kopfes auf die Fibula hat ihre Ursache in der Tendenz, einen eingelenkigen Muskel, den Soleus, hervorgehen zu lassen, welcher also als ein Abkömmling des lateralen Gastrocnemius aufzufassen ist. Die spezialisierten Befunde bei den Edentaten liegen durchaus im Verlaufe einer natürlichen Entwicklungsreihe; sie sind jedoch so hochgradig differenziert, daß sie diejenigen höherer Formen überholt haben.

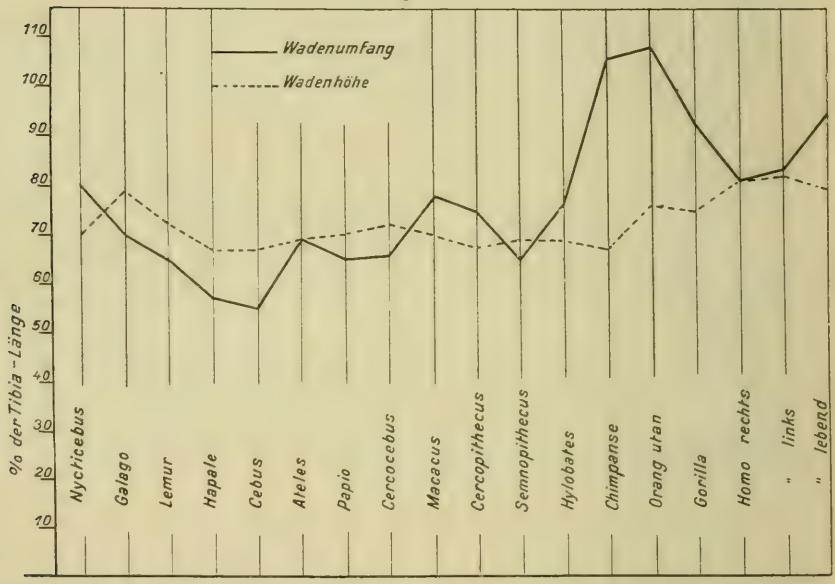
I. Ausbildung der Wade und ihre Profilierung.

Wir verstehen unter der am menschlichen Unterschenkel auftretenden Wade die mehr oder weniger starke Wölbung, welche der hintern Fläche des Unterschenkels die typische Profilierung verleiht und hervorgerufen wird durch die mächtige Entfaltung der Gastrocnemiusbäuche. Daß noch andere Faktoren zur Bildung der Wade wesentlich beitragen, soll die folgende Untersuchung lehren.

Es ist bekannt, daß die Wade bei allen Tieren fehlt und bei niedern Rassen nicht stark entwickelt ist (HAMY '82, S. 700, ROTHSCHUH '88, S. 19, CHUDZINSKI '94, S. 494, BLOCH '09). Ich versuchte, ein erstes Bild von der Entwicklung der Wadenmuskeln durch Messungen des größten Umfanges des Unterschenkels zu erhalten, obschon zu vermuten war, daß derselbe durch andere Faktoren, wie

die Mm. peronei beeinflußt werden könnte, und es feststand, daß eine Formveränderung durch Abmagerung eintritt. Ich habe auch Untersuchungen am Lebenden angestellt, um zu sehen, ob Abmagerung und längerer Nichtgebrauch auf das Profil der Wade von Einfluß seien. Die Befunde wurden zugleich mit den an der Leiche erzielten verglichen. Fig. 1 gibt ein übersichtliches Bild vom größten Umfang des Unterschenkels im Verhältnis zur Länge des letzteren und von der Höhenlage des größten Umfanges. Was letztere betrifft, so variiert sie in der Primatenreihe nicht stark. Immerhin kann fest-

Fig. 1.

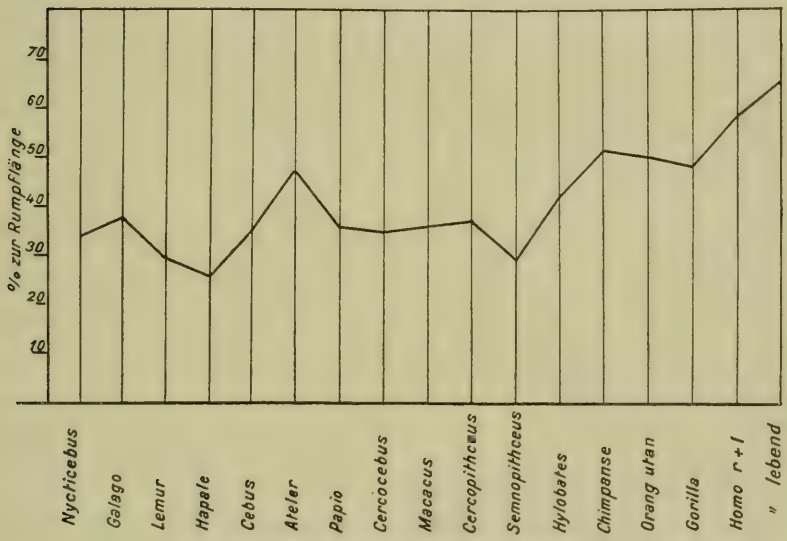


Größter Umfang des Unterschenkels und Entfernung desselben vom Calcaneus; beides in % der Tibialänge.

gestellt werden, daß der größte Umfang bei Homo am weitesten proximalwärts gerückt ist. Überraschen muß aber die Tatsache, daß der Wadenumfang beim Menschen im Verhältnis zur Tibialänge gar nicht am größten ist. Schimpanse und Orang überholen den Menschen weitaus. Auch Gorilla zeigt einen größeren als den bei Leichen erhaltenen Index. Es stimmt dies z. T. überein mit der Beobachtung von Rothschuh '88, S. 19, der betreffs der Ausbildung der Wade einen größern Unterschied zwischen niedern Affen und Anthropoiden als zwischen diesen und dem Menschen gefunden hat. Dieser erhebt sich bezüglich des Index auch kaum über viele niedere Affen, was den tatsächlichen Verhältnissen der Wadenentfaltung

nicht entspricht. Das mag hauptsächlich darin seine Ursache haben, daß der Umfang in Beziehung zur Tibialänge gebracht worden ist. Letztere ist nach Mollison '10 sehr verschieden: durch funktionelle Anpassung u. a. Ursachen ist der Unterschenkel bei der einen Species (z. B. *Nycticebus*) relativ sehr kurz, während er beim Menschen weitaus am größten ist. Dies hat auf die Beziehungen zwischen Umfang und Länge einen Einfluß, der einen Vergleich in dieser Art verunmöglicht. Ich habe deshalb den größten Umfang des Unterschenkels in Prozenten der Rumpflänge auszudrücken versucht. Die Verkürzung des Rumpfes (Ruge '92, Mollison '10, S. 124) mag einen

Fig. 2.



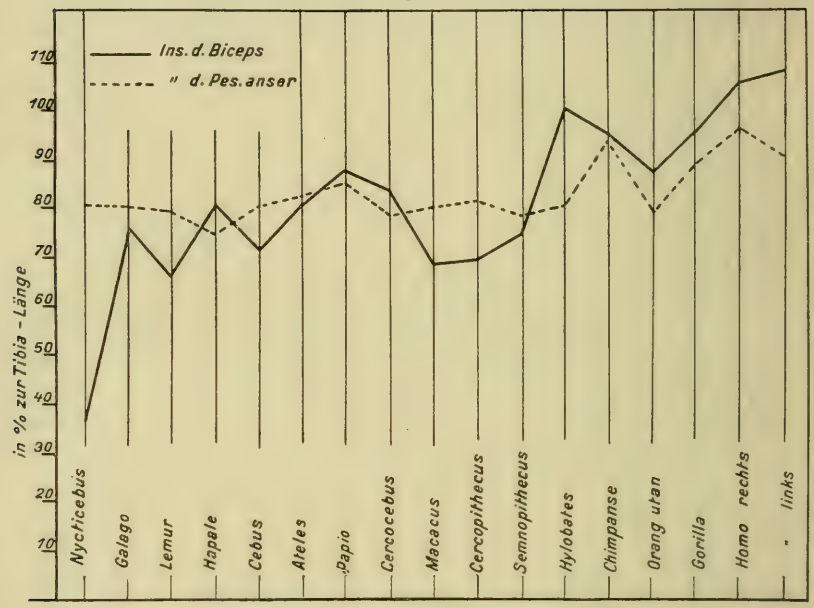
Wadenumfang im Verhältnis zur Rumpflänge.

geringen Einfluß auf den Index ausüben, ist aber nicht so groß, daß sie einen wesentlichen Fehler in den Vergleich brächte. Niedere Affen zeigen hier eine ziemliche Übereinstimmung; der Umfang ist ein relativ geringer, ausgenommen bei *Ateles*. Dieser stellt sich mit den Anthropoiden zwischen die niederen Affen und den Menschen, der mit seinem größern Umfang alle übertrifft. Immerhin ist der Unterschied nicht so groß, daß er die einzige Ursache für die Bildung der typisch menschlichen Wade sein kann. Die meisten Autoren (Vrolik '41, Gratiolet und Alix '66, Alix '69, Bischoff '70, Humphry '72, Barnard '75, Hepburn '92, Sommer '06) bemerken nur, daß eine Wade bei den Affen fehle. Günther '09 (II. 117)

geht zu weit, wenn er schreibt, »die den Menschen auszeichnenden Wadenmuskeln finden sich in ihren Anfängen bereits beim Affen«, oder S. 84: die Wadenmuskeln seien spezifisch menschlich. Langer '79, S. 188, macht darauf aufmerksam, daß die Abplattung des Knies bei allen Affen und Quadrupeden durch die tiefe Insertion der Unterschenkelbeuger bedingt sei.

Da das Knie bei sämtlichen Affen während der Fortbewegung in mehr oder weniger gebeugter Stellung verharrt, so ist eine tiefere

Fig. 3.



Insertion der Unterschenkelbeuger a) Biceps femoris, b) Pes anserinus. Entfernung vom Calcaneus zum distalsten Punkt ihrer Insertion.

Insertion der Flexoren vorteilhaft. Fig. 3 gibt ein Bild von der Höhe derselben bei den verschiedenen Species in Prozenten der Tibialänge. Auf der medialen Seite sind die Unterschiede nicht so bedeutend: die distalen Elemente der Pes anserinus reichen beim Menschen und Schimpanse am wenigsten tief. *Gorilla* und *Papio*, die sich viel auf dem Boden bewegen, zeigen eine Annäherung an sie. Orang und *Hylobates* verhalten sich wie die meisten niederen Affen mit einer ziemlich gleichmäßig niederen Insertion. Größere Unterschiede sind lateral bei der Insertion des M. biceps femoris zu beobachten. Daß hier das Caput breve, bei den niederen Platyrrhinen der M. tenuissimus (nach Klaatsch '00) in Betracht kommt,

ergibt sich aus der vergleichenden Anatomie und der Ontogenie des Menschen. Nach KLAATSCH (S. 241) zeigt der Biceps brevis des menschlichen Embryo und »vielleicht auch von *Hylobates syndactylus*« noch Anklänge an die ursprüngliche Insertion an der Fascia cruris, die erst sekundär beim Menschen derjenigen am Capitulum fibulae gewichen ist. Übereinstimmend mit dieser Tatsache steigt die Insertion des Muskels an der Fascia cruris bei den Anthropomorphen bedeutend proximalwärts. Orang, der allein unter diesen noch einen mächtigen Biceps brevis (KLAATSCH) mit selbständiger Insertion besitzt, zeigt auch eine bedeutend tiefere Insertion. Nach FICK '95, S. 41 hat der Biceps brevis doppelten Ansatz; es soll »in der Mitte der Wade ein schwächeres mediales Bündel in den lateralen Gastrocnemiuskopf übergehen, das dickere laterale verliert sich in der Fascia cruris und in den M. flexor hallucis long.« Bei *Hylobates* und besonders bei *Homo* erreicht die Muskelinsertion die größte Höhe und ermöglicht letzterem das Gehen mit gestrecktem Knie. Daß eine distale Insertion der medialen und lateralen Muskeln das Relief der Wade bedeutend ändern muß, ist klar. Beim Menschen erfolgt über der Stelle des größten Umfanges eine allmähliche Einziehung der hintern Fläche des Unterschenkels bis in die Kniekehle; sie ist wegen der höhern Insertion der Flexoren auch von der medialen und lateralen Seite sichtbar. Bei den Affen ist an Stelle dieser Einziehung wegen der schwächer entwickelten Muskeln nur eine leichte Wölbung nach Entfernung der Unterschenkelbeuger erkennbar; sie ist durch diese mehr oder weniger verdeckt, da sie distal inserieren. Dazu kommt, daß die Fascia surae des Menschen auch proximalwärts bis in die Kniekehle eine kräftige Hülle bildet, welche an die vor ihr liegenden Elemente sich fest heftet. Bei Affen und niedern Säugetieren mit winklig gestelltem Knie überspannt die ungleich schwächere Fascie dasselbe recht locker. Gefäße und Nerven durchziehen die Kniekehle auf kürzestem Wege. Eine völlige Streckung des Knies ist bei vielen Tieren unmöglich, wird bei andern nur als eine extreme Bewegung ausgeführt, während sie beim Menschen durch den angegebenen Bau zur natürlichen Stellung geworden ist.

Dadurch wäre auch erklärt, wodurch die menschliche Wade in ihrem obern Teil die eigenartige Profilierung erhielt. Unterhalb des größten Umfanges zeichnet sich der Unterschenkel des Menschen distalwärts durch eine starke Verjüngung aus, welche über den Malleolen den höchsten Grad erreicht. Hierüber fehlt mir ein statistisches Material, doch der bloße Vergleich dieser Gegend bei den

Affen und dem Menschen zeigt sofort, daß der Umfang bei letzterem verhältnismäßig viel geringer ist. Die muskulösen Elemente konzentrieren sich hier auf den proximalen Teil des Unterschenkels, während sie bei allen Affen bedeutend weiter distalwärts sich erstrecken und dadurch den Bau des Unterschenkels als einen gedrungenen erscheinen lassen. Bei den Negern soll die Schlankheit der Wade auf ähnlicher Ursache beruhen. Marey (zitiert von Bloch '00, S. 94) sagt, »que leurs muscles gastro-cnémiens sont longs et minces, se prolongeant en bas aux dépens du tendon d'Achille, au lieu de former, comme chez le blanc, une masse volumineuse en haut de la jambe«.

Die verschiedenen Faktoren für die bekannte Profilierung der menschlichen Wade wären hiernach:

1. Die mächtigere Entwicklung der beiden Gastrocnemiusbäuche,
2. die hohe Insertion derselben in ihrer Endsehne,
3. das Hinaufrücken der Insertion der medialen und besonders der lateralen Unterschenkelbeuger,
4. die kräftige Ausbildung der Fascia surae und ihre starke Befestigung in der Kniekehle,
5. die große Schlankheit der distalen Partie des Unterschenkels.

II. M. Gastrocnemius medialis.

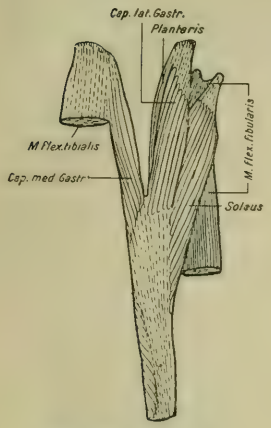
1. Ursprung.

a) Prosimier.

Nycticebus. Bei ihm entspringt der med. Kopf des Gastrocnemius hoch oben von der Rückfläche des Femur über dem Condylus med. fem. Die distalen Ursprungspartien sind z. T. noch mit sehnigen Elementen der Kniekapsel in Verbindung, aber ohne Einlage eines Sesambeins. Ein ganz abweichendes Verhalten besteht vor allen andern Primaten in der außerordentlich starken Verwachsung des Muskelursprungs mit dem M. flexor tibialis. Diese reicht gewöhnlich 1 cm weit distalwärts, bei einem Exemplar sogar bis zur Mitte des Muskelbauches.

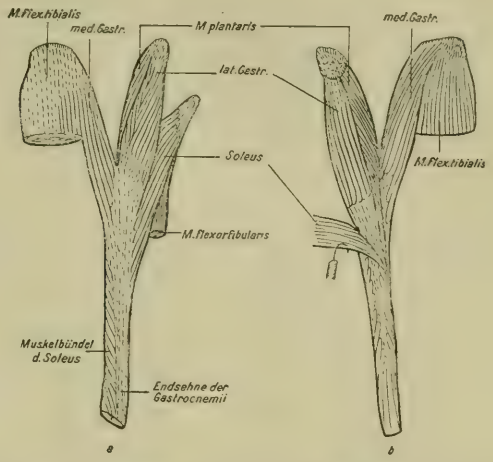
Galago zeigt einen sehr tiefen Ursprung ausschließlich von der Kapsel des Condylus med. fem. Bei einem Exemplar kommen noch einige Ursprungsfasern von der Ansatzsehne des M. semimembranosus hinzu, welche, vom Lig. collat. med. bedeckt, an der Tibia inseriert. Die Kapsel ist an der Ursprungsstelle des Muskels außergewöhnlich stark und schließt ein mächtiges Sesambein ein.

Fig. 4.



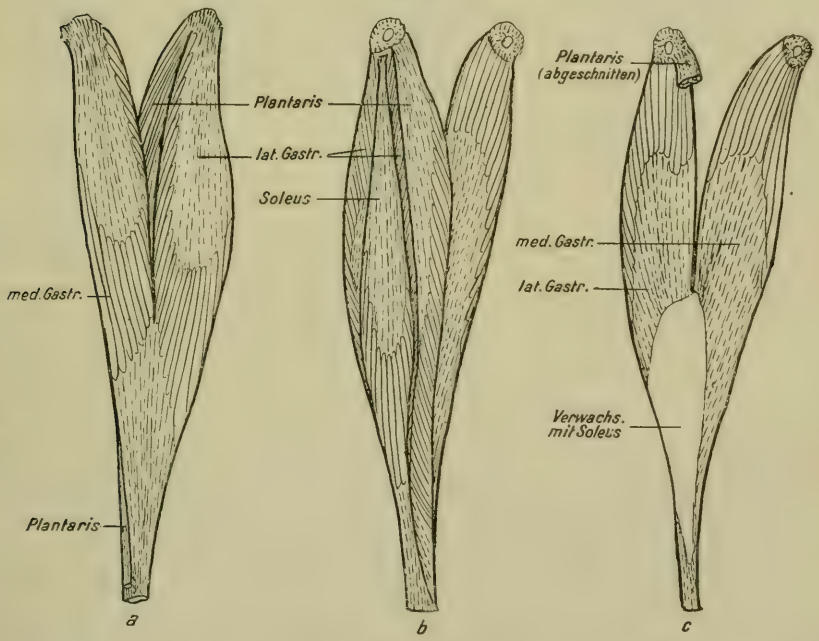
Nycticebus tardigradus. Triceps surae von hinten.

Fig. 5.



Nycticebus tardigradus. a) Die beiden Gastrocnemii von hinten; b) von der Ventralseite. Die Endsehne besteht fast nur aus Elementen des later. Gastrocnemius. Man beachte die starken Verwachsungen mit den benachbarten Muskeln. Gr. 1/1.

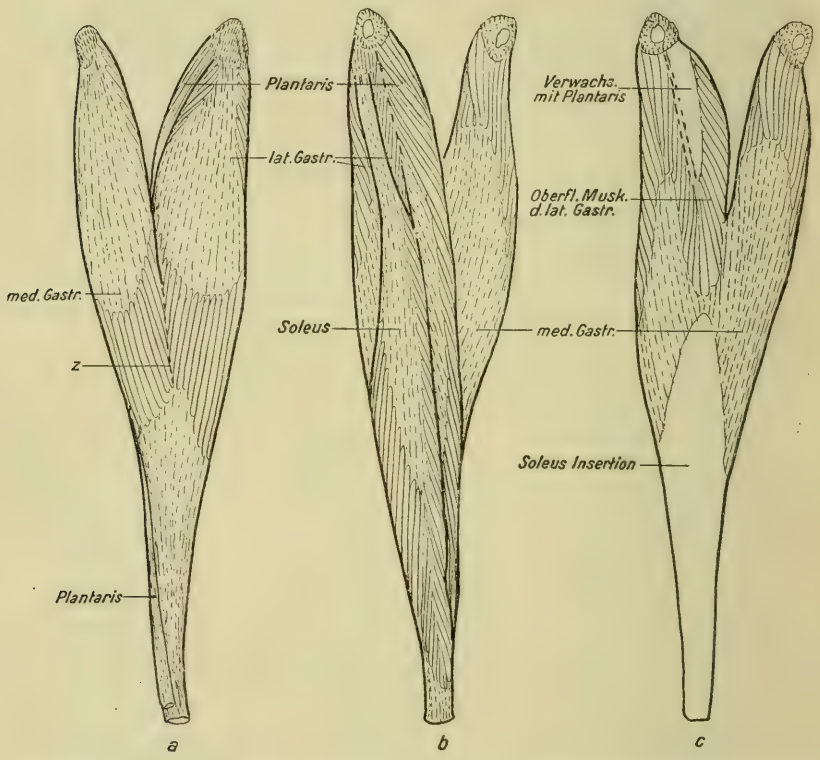
Fig. 6.



Galago garnetti. a) Dorsalseite des Triceps surae; b) Ventralseite desselben mit Plantaris; c) die beiden Gastrocnemii von vorn; der Soleus ist entfernt, der Plantaris abgeschnitten. Die Verwachsung des Soleus betrifft fast nur den lat. Gastrocnemius; der Plantaris ist frei, ein oberflächl. Muskel des lat. Gastr. fehlt. Gr. 1/3.

Lemur. Der Gastrocnemius medialis entspringt ebenfalls vom Condylus med. fem. mit einer Sesambeineinlage. Bei *L. catta* beschränkt sich die Anheftung auf die Kapsel; bei den andern Formen greift sie noch auf die Rückfläche des Femur über, besonders stark bei *L. macaco*; zwischen ihnen steht *L. rufus.*

Fig. 7.



Lemur macaco. a) Triceps surae von hinten; b) von vorn; c) medialer und lateraler Gastrocnemius von vorn, Soleus und Plantaris entfernt. Gr. 3/4.

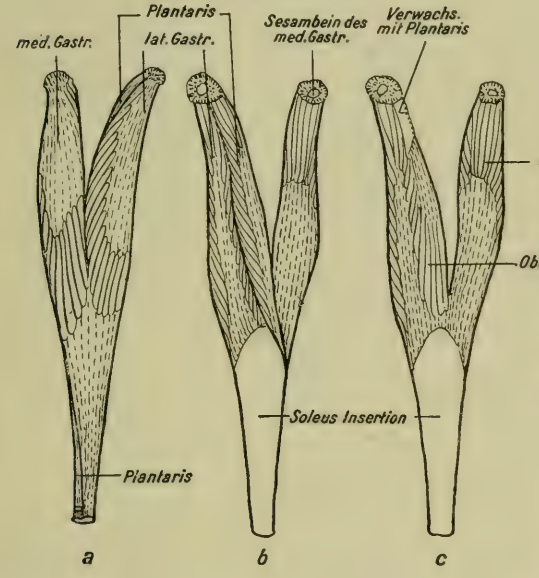
Die drei Species weisen also ziemlich differente Verhältnisse auf: *Nycticebus* besitzt einen hohen Ursprung von der Facies post. fem., *Galago* einen tiefen nur von der Kapsel und die Tendenz zur Verwachsung mit dem M. semimembranosus; die Lemurinae stehen zwischen beiden mit einem Hauptursprung von der Kapsel und eine kleine Strecke weit von der Hinterfläche des Femur. Bei allen Formen ist der Ursprung ein rein dorsaler.

b) Platyrrhinen.

Hapale. Das Cap. med. gastrocnemii entspringt am Condylus med. fem. von der Kapsel des Kniegelenkes mit eingelagertem Sesambein. Der Ursprung ist bei allen Exemplaren mit der Insertionssehne des M. adductor magnus mehr oder weniger stark verwachsen, z. T. von derselben bedeckt.

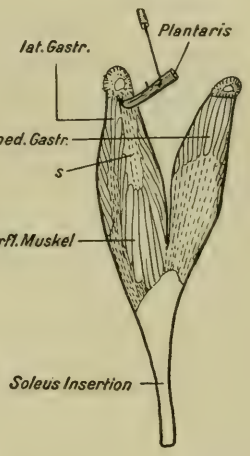
Bei den Cebinae entspringt der Muskel hauptsächlich von der Kapsel des Condylus med. fem. mit eingelagertem Sesambein, zum kleinen Teil proximal davon an der Facies posterior femoris. In

Fig. 8.



Hapale jacchus. a) Gastrocnemius von hinten; b) von vorn mit Plantaris, Soleus entfernt; c) ebenso, auch Plantaris entfernt.

Fig. 9.



Hapale penicillata. Die beiden Gastrocnemii von vorn, Soleus entfernt, Plantaris umgeklappt; seine Verwachsung geht nicht über den Ursprung heraus. Man beachte den oberflächlichen Muskel und seine Ursprungssehne (*s*). Gr. 1/1.

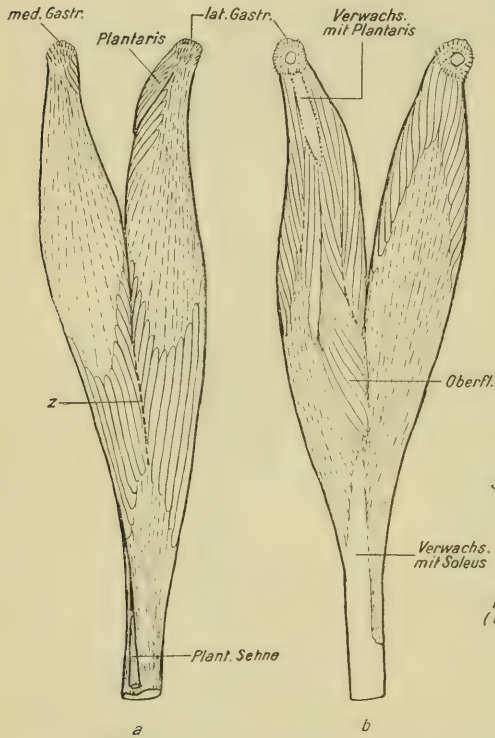
einem Fall ist eine besonders kräftige Verbindung mit dem distalen Kapselteil zu beobachten, so daß der Muskel noch Ursprungsfasern vom Hinterrand des Meniscus med. bezieht. Bei zwei Exemplaren ist der Ursprung von der Insertion des M. adductor magnus etwas bedeckt, einmal mit ihr sogar ziemlich verwachsen. Der Ursprung ist dennoch ein rein dorsaler, ein Übergreifen auf den Epicondylus ist nicht zu beobachten.

Ateles ater. Der mediale Gastrocnemius entspringt mit einem Sesambein in der Ursprungssehne von der Kapsel des Condylus med. fem. und mit fleischigen Bündeln von der Rückfläche des Femur.

Der Ursprung ist mit der Insertion des M. adduct. magn. verschieden stark verwachsen und etwas bedeckt von ihr.

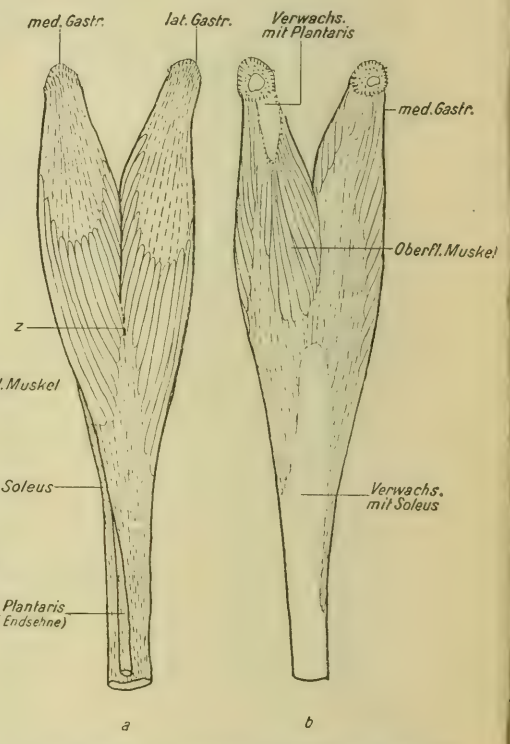
Bei den Platyrrhinen macht sich also ähnlich wie bei den Prosimiern eine verschieden starke Ausdehnung des Ursprungs geltend. Die Hapaliden zeigen nur eine Anheftung an der Knie-

Fig. 10.



Cebus flavus. a) Dorsalansicht des Triceps surae. b) Gastrocnemii von vorn, Soleus und Plantaris entfernt. Gr. 5/8.

Fig. 11.



Cebus apella. a) Dorsalansicht des Triceps surae. b) Gastrocnemii von vorn, Soleus und Plantaris entfernt. Gr. 5/6.

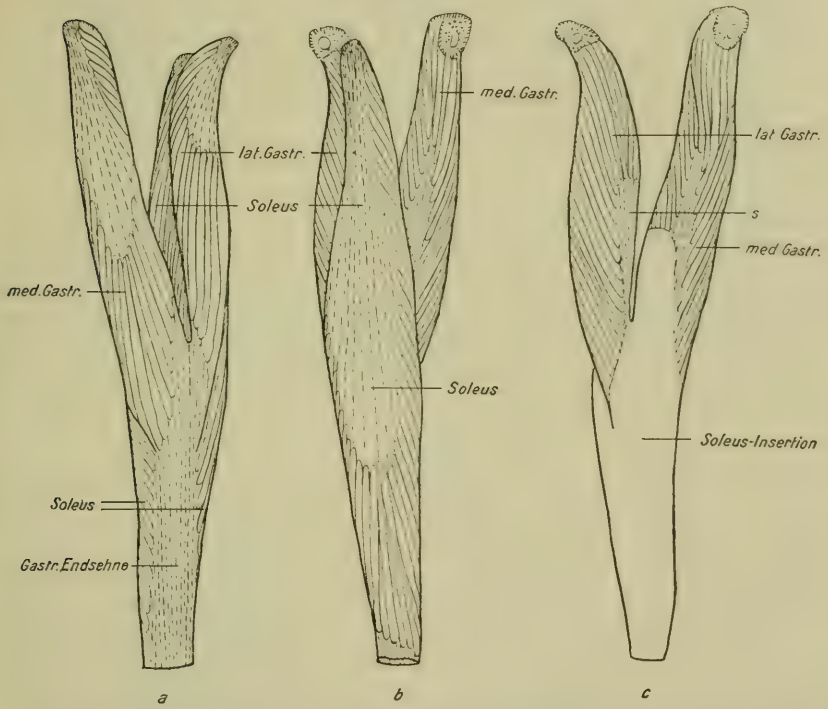
Man beachte die verschiedene Länge des Muskelbauches und der Endsehne, die verschiedene Ausdehnung des oberflächlichen Muskels des lat. Gastrocnemius, die Bildung einer Zwischensehne (*z*).

kapsel, die Cebinae außerdem eine geringe Ausdehnung auf die Rückfläche des Femur; in einem Fall rückt der Ursprung distalwärts bis zur Verbindung mit dem Meniscus. Bei *Ateles* liegt der Ursprung am höchsten mit ansehnlichen Ursprungsbündeln von der Facies post. fem. Bei allen Platyrrhinen ist der Ursprung noch ein rein dorsaler wie bei den Prosimiern; doch tritt an ihm häufig die Neigung hervor, mit der Insertion des M. adductor magnus in Beziehung zu treten.

c) Niedere Catarrhinae.

Genus *Papio*. Der med. Gastrocnemius entspringt mit eingeschlossenem Sesambein von der Kapsel des Kniegelenkes, soweit sich dieselbe über den Condylus med. fem. ausspannt, und zwar bis zu der Stelle, wo sie die Gelenkspalte überschreitet; er entspringt ferner direkt vom Epicondylus med., wo er etwas verwachsen ist mit der Insertion des M. semimembranosus, und schließlich mit an-

Fig. 12.



Ateles ater. a) Triceps surae von hinten, b) von vorn; c) Ventralseite der Gastrocnemii, Soleus entfernt; man beachte die Randsehne (s). Der Soleus inseriert fleischig bis zum Calcaneus. Gr. 5/8.

sehnlichen Bündeln von der Facies post. fem., ziemlich hoch über dem Condylus med. Die letztere Ursprungspartie ist muskulös, die erstere, bedeutend mächtigere, sehnig.

Macacus cynomolgus. Der Gastrocnemius entspringt sehnig von der Kapsel des Kniegelenkes hinter dem Condylus med. fem., muskulös von der Rückfläche des Femur und mit wenigen Sehnenzügen vom Epicondylus med. femoris. Bei einem Exemplar reichte der Ursprung tiefer auf den Hinterrand des Meniscus med. und der

Fig. 13.

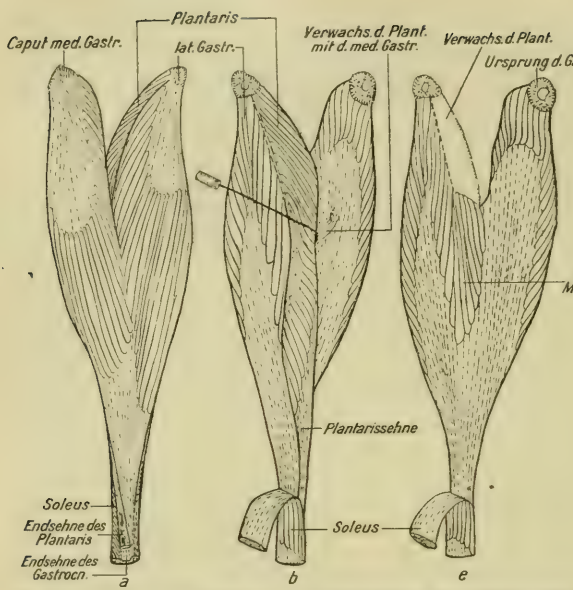


Fig. 14.

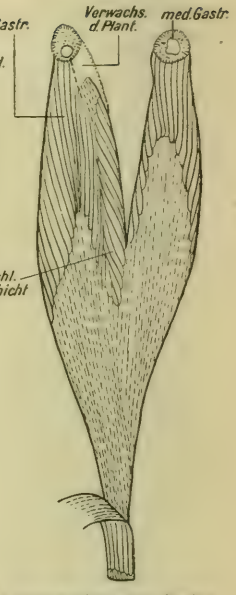


Fig. 13. *Cynocephalus babuin.* a) Dorsalansicht des Triceps surae, b) Ventralansicht der Gastrocnemii mit Plantaris; ein Sehnenbündel verbindet den med. Gastrocn. mit dem Plantaris, c) beide Gastrocnemii ohne Plantaris; man beachte die weit distalwärts reichende Verwachsung beider Muskeln und den oberflächl. Muskel des lat. Gastr.

Fig. 14. *Papio hamadryas.* Gastrocnemius von vorn. Die Verschmelzung mit dem Plantaris ist weniger groß. Gr. 1/2.

Fig. 15.

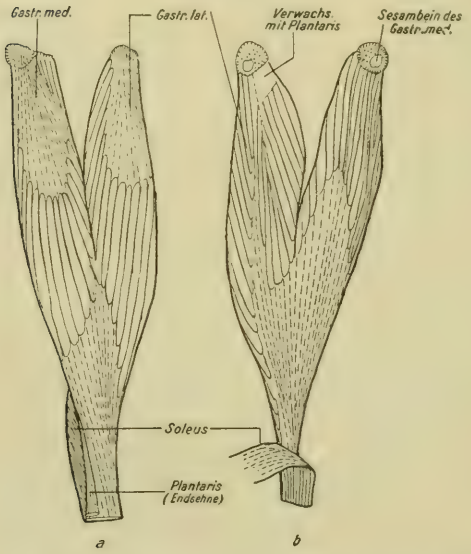


Fig. 16.

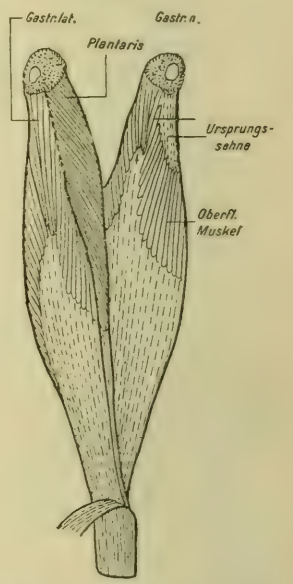


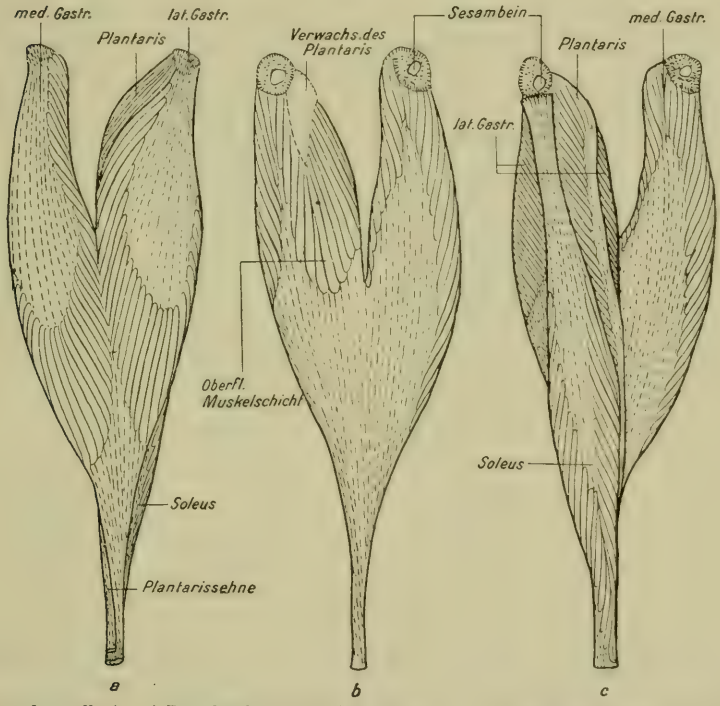
Fig. 15. *Macacus cynomolgus.* a) Triceps surae von der Dorsalseite, b) von vorn, Soleus umgeklappt, Plantaris entfernt.

Fig. 16. *Macacus cynomolgus.* Gastrocnemii und Plantaris von vorn; der med. Kopf zeigt ein Übergreifen der Ursprungssehne auf die Ventralseite und die Bildung einer oberflächl. Muskelschicht. Gr. 3/4.

Tibia herab. Alle Ursprungsbündel zeigen eine verschieden starke Verfilzung mit der Insertionssehne des M. adductor magn., einmal außerdem mit Sehnenzügen des M. semimembranosus. Das eingelagerte Sesambein ist an den medialen Rand gerückt. Die lateralen Ursprungspartien entspringen ohne dessen Vermittlung direkt von der Rückfläche des Femur.

Cercocebus collaris weist einen ziemlich ausgedehnten Ursprung

Fig. 17.



Cercocebus collaris. a) Dorsalansicht des Triceps surae, b) die beiden Gastrocnemii von vorn, c) Ventralansicht des Triceps surae samt Plantaris. Gr. 1/2.

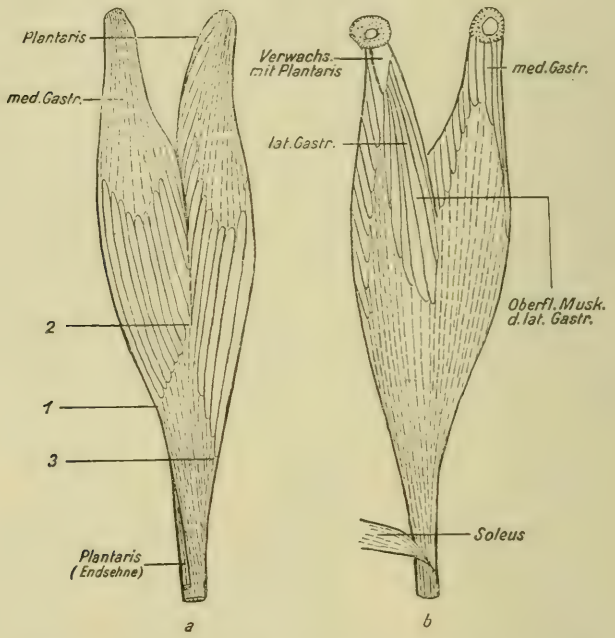
seines medialen Gastrocnemiuskopfes auf. Er greift von der Kapsel des Condylus med. fem. distal auf den Tibialrand, proximalwärts auf die Rückfläche des Femur über. Die mediale Ursprungsportion schließt ein mächtiges Sesambein ein.

Genus *Cercopithecus.* Der Hauptursprung liegt ebenfalls an der Kapsel, welche, den Condylus med. fem. überspannend, ein Sesambein einschließt. Lateralwärts reiht sich eine unbedeutende Portion an, die mit einigen Muskelbündeln von der Dorsalfläche des Femur entspringt. Einmal fehlte dieser Ursprung; dafür dehnte sich der

Kapselursprung mehr medial aus und reichte sehnig auf den Epicondylus med. über. Stets war der Ursprung mehr oder weniger stark mit der Insertionssehne des M. semimembranosus verwachsen, einmal auch mit derjenigen des M. adductor magnus.

Genus *Semnopithecus*. Der mediale Gastrocnemiuskopf entspringt mit eingeschlossenem Sesambein bei allen Formen sehnig

Fig. 18.



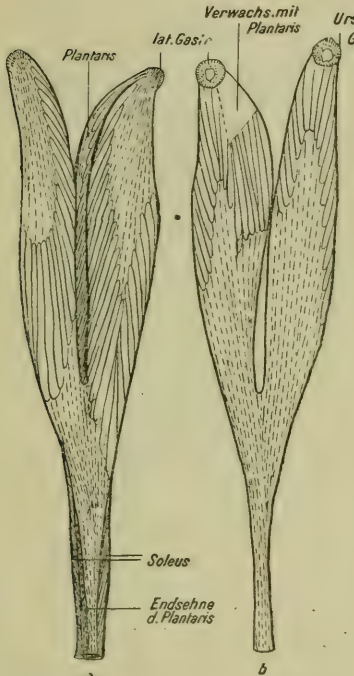
Cercopithecus callithrichus. a) Die beiden Gastrocnemii von hinten, b) von vorn; der oberflächl. Muskel des lat. Gastrocn. greift auf den medialen Kopf über. Gr. 5/8.
1—3 geben die Meßpunkte an zur Ermittelung der Länge von Muskelbauch und Sehne.

von der Kapsel des Kniegelenkes rings um den Condylus med. fem., medianwärts auch noch ein wenig vom Epicondylus med. Zarte Muskelbündel heften sich an der Dorsalfläche des Femur unmittelbar über dem Condylus fest.

Der Gastrocnemius medialis entspringt bei den niedern Catarrhinen in wechselnder Höhe. Bei den Papionen reicht der Ursprung beträchtlich über dem Condylus auf die Dorsalfläche des Femur hinauf; bei den Macacen greift er etwas weniger proximalwärts. *Cercocebus* nimmt eine vermittelnde Stellung zwischen ihnen und *Cercopithecus* ein, bei welchem außer dem Kapselursprung nur un-

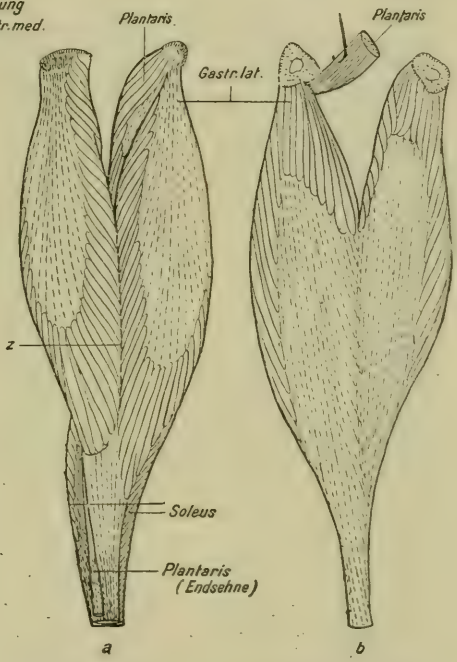
bedeutende Bündel oberhalb desselben entspringen. Die Semnopitheciden schließen sich in diesem Merkmal eng an das Genus *Cercopithecus* an. Bei einem *Macacus cynomolgus* und bei *Cercocebus collaris* ist auch eine Anheftung am Tibiarand vorhanden. Alle Formen zeigen ein verschieden starkes Übergreifen des Ursprungs

Fig. 19.



Semnopithecus entellus. a) Dorsalansicht des Triceps surae; b) Gastrocnemii von vorn, Plantaris entfernt.

Fig. 20.



Semnopithecus maurus. a) Dorsalansicht des Triceps surae, b) Ventralansicht der Gastrocnemii, Plantaris bis zum Ursprung frei, umgeklappt. Gr. 1/2.

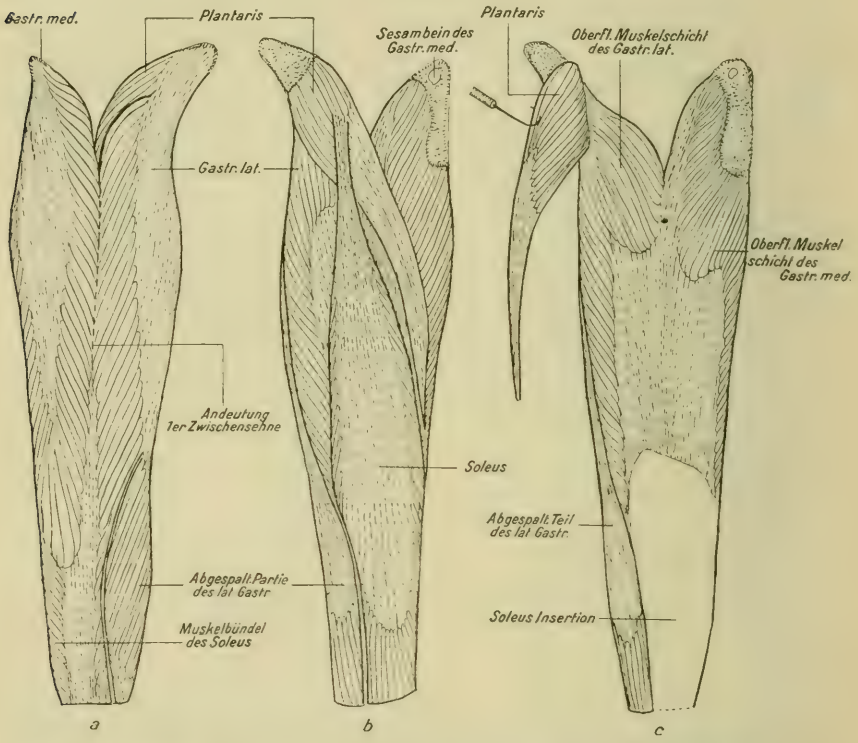
Man beachte: die große Variationsbreite in der Verwachsung beider Gastrocnemii von weitgehender Trennung bis hoher Verwachsung, mit Bildung einer leichten Zwischensehne (*z*). Die Gastrocnemius-Endsehne senkt sich zwischen die seitlichen Wulstbildungen des Soleus ein.

auf den Epicondylus und infolgedessen oft eine Verfilzung mit der Insertionssehne des M. adductor magnus oder des M. semimembranosus. Letzterer wurde von Loth '08, S. 265 u. '09 S. 199 als M. semitendinosus bezeichnet. Es handelt sich wahrscheinlich um eine Verwechslung beider Muskeln, die, um Mißverständnissen vorzubeugen, richtiggestellt werden muß.

d) Anthropoide.

Die Literaturangaben über die Ursprungsverhältnisse bei niederen Affen blieben unberücksichtigt. Es heißt in allen Arbeiten, auch in der ausführlichen von E. Glaesmer '10, stets: Ursprung vom Condylus bezw. Epicondylus med. fem., ohne Berücksichtigung der sehr

Fig. 21.

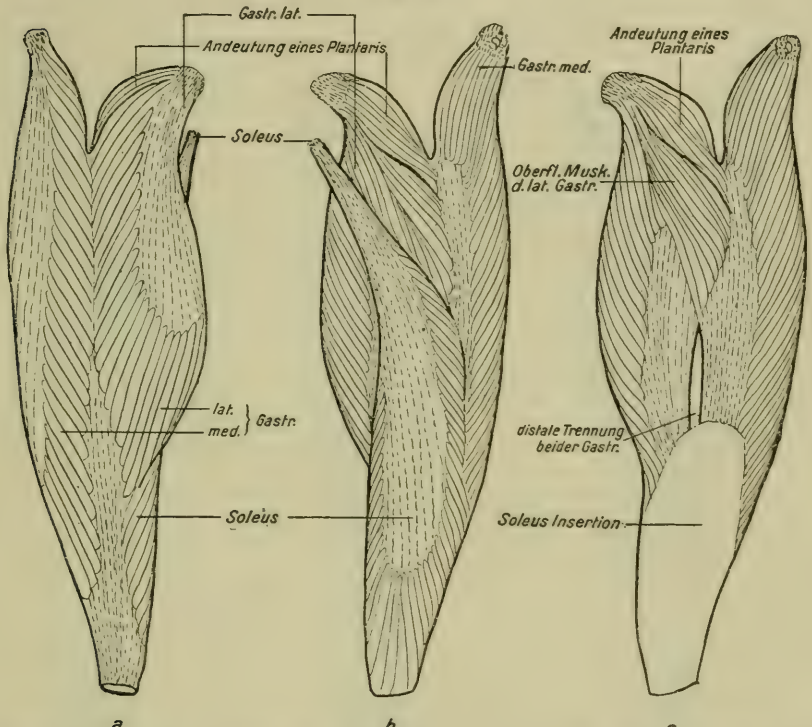


Hylobates syndactylus. a) Triceps surae von hinten, b) von vorn, c) die beiden Gastrocnemii von der Ventralseite; Soleus entfernt. Cap. med. Gastr. zeigt die oberflächl. Muskelschicht. Vom lat. Gastrocnemius hat sich ein besonderes Muskelbündel abgespalten und erreicht den Calcaneus. Aus der Verwachsung mit dem Plantaris geht eine oberflächl. Muskellage hervor, welche die Ventralfläche des lat. Gastr. zum Teil bedeckt. Die Plantarissehne läuft frei zwischen Gastrocn. und Soleus aus. Gr. 1/2.

wichtigen Verschiebungen, die sich bei den meisten Familien nach dieser oder jener Richtung hin geltend machen. Über die Verhältnisse bei den Anthropoiden finden sich genauere Angaben vor (Gratiolet und Alix '66, S. 200; Champneys '72, S. 198; Kohlbrügge '90, S. 300; Hessburn '92, S. 337; R. Fick '95, S. 41; Kohlbrugge '97, S. 194; Parson '98, Primrose '99, S. 566). Da es sich aber immer nur um Anführung der betreffenden Tatsachen

handelt, ohne Angabe, wie diese oder jene Abweichung zu deuten sei, so kann ich mich auf die Nennung der betreffenden Autoren beschränken, um so eher, als keine Befunde verzeichnet sind, die sich nicht mit den meinigen decken.

Fig. 22.

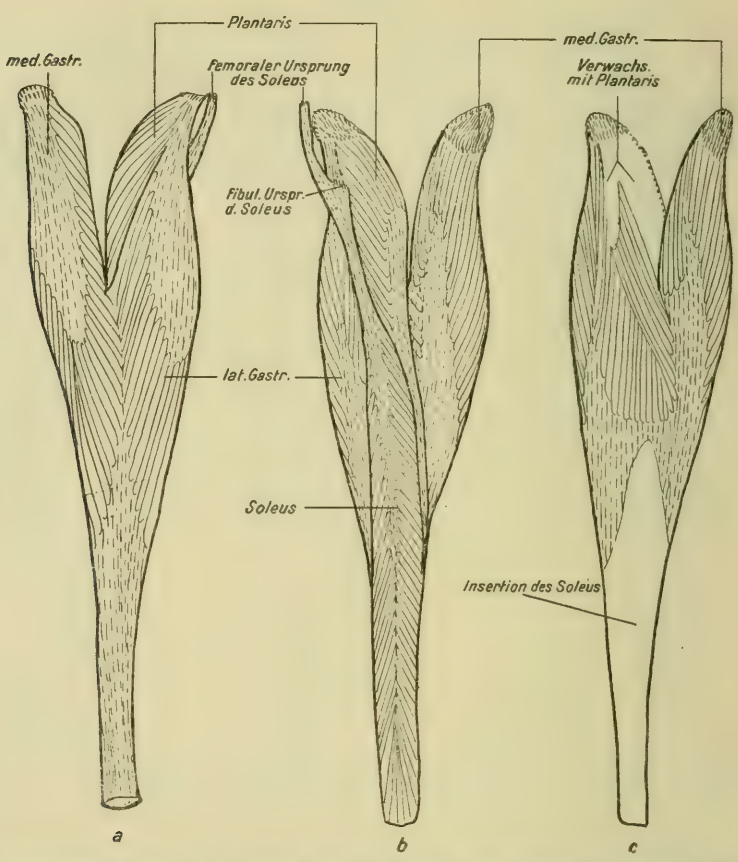


Hylobates syndactylus. a) Triceps surae von hinten, b) von vorn, c) die beiden Gastrocnemii ohne Soleus; ihre Verwachsung ist nicht vollständig. Eine abgespaltene Muskelpartie des lat. Gastrocnemius deutet eine Plantaris-Bildung an. Der oberflächl. Muskel ist gut entwickelt. Gr. 1/1.

Hylobatiden. Das Caput mediale entspringt von dem Teil der Kapsel, der sich über die proximale Hälfte des Condylus med. fem. spannt. Bei *H. syndactylus* greift die Ursprungssehne ziemlich hoch auf die Dorsalfläche des Femur, bei *H. leuciscus* in Übereinstimmung mit dem Verhalten bei niedern Catarrhinen mehr auf den Epicondylus med. fem. hinauf. Bei je einem Exemplar von *H. leuciscus* und *H. syndactylus* ist ein unregelmäßig geformtes, beim andern *H. leuciscus* ein wohlausgebildetes Sesambein in die Ursprungssehne eingelagert. Das vierte Exemplar ermangelte jeder Spur eines solchen.

Schimpanse. Der mediale Kopf entspringt mit zwei deutlich zu unterscheidenden Partien: a) einem medialen Teil, welcher mit starker Sehne vom Tuberculum adductorium ausgeht, verwachsen mit der Insertionssehne des M. adductor magnus, und welcher von

Fig. 23.

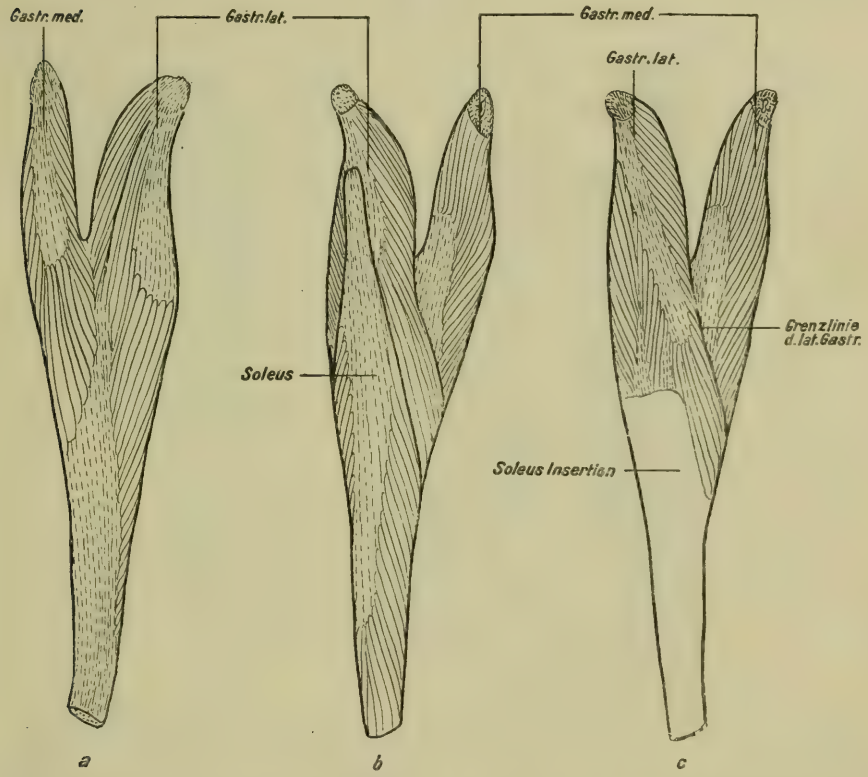


Hylobates leuciscus Mülleri. a) Triceps surae mit Plantaris von hinten, b) von vorn, c) die beiden Gastrocnemii von vorn; Plantaris und Soleus entfernt. Die Ursprungssehne des Soleus zeigt die auf das Femur greifende Verlängerung. Gr. 5/8.

hier über den medialen Teil des Condylus zieht, mit der darunterliegenden Gelenkkapsel verwachsen. Unmittelbar an ihn anschließend greift b) der laterale Ursprungsteil mit fleischigen Bündeln auf die Rückfläche des Femur hinauf. Es erstreckt sich nicht wie bei Orang lateralwärts, sondern proximalwärts in der Fortsetzung der am Condylus med. entstehenden Portion. Ein Sesambein fehlt.

Orang-utan: Die Ursprungsfläche ist sehr ausgedehnt. Der Muskel heftet sich mit kräftigen Sehnenzügen an der Kapsel des Kniegelenkes fest, da, wo dieselbe über die laterale Condylusfläche gespannt ist, ohne Einlagerung eines Sesambeines. Er greift proximalwärts weit auf die Rückfläche des Femur hinauf, mit fleischigen lateralen Bündeln bis zur Mitte des Planum popliteum und bedeutend

Fig. 24.



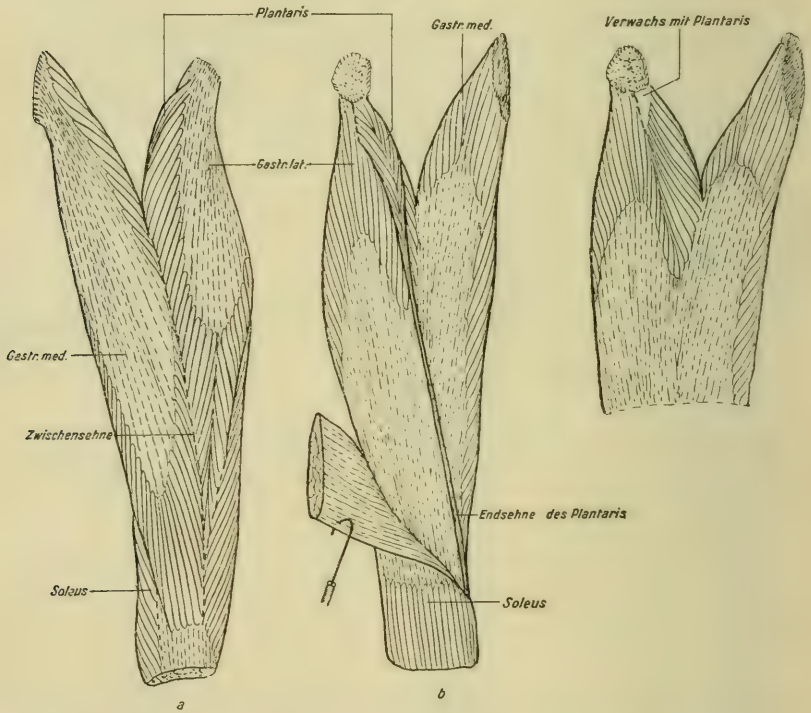
Hylobates leuciscus. a) Gastrocnemii von hinten, b) Triceps surae von vorn, c) Gastrocnemii von vorn. Die Struktur des lat. Gastrocn. erinnert an eine Plantarisbildung. Die Grenzlinie ist deutlich bis zum med. Rande des Gastrocnemius med. erkennbar. Gr. 1/1.

über die Fossa intercondyloidea hinaus. Wenige mediale Sehnenzüge sind mit der Insertion des M. adductor magnus verschmolzen.

Gorilla zeigt eine außerordentlich hohe Anheftung des medialen Gastrocnemiuskopfes. Der medio-distale Ursprungsteil geht da von der Gelenkkapsel aus, wo sie die dorso-mediale Fläche des Condylus medialis deckt. Eine Einlagerung eines Sesambeines fehlt. Die medio-proximale Ursprungspartie befestigt sich am Tuberculum

adductorium. Von hier zieht die breite Ursprungssehne in schräg aufsteigender Linie hoch über den Condylus zur Dorsalfläche des Femur hinauf, an welchem sie mit starken Zügen festgeheftet ist. Das Ursprungsgebiet dehnt sich wie bei Schimpanse nicht lateralwärts aus; eine Senkrechte, auf die Mitte des Condylus gefällt, würde dasselbe begrenzen. Der Ursprungsteil des Muskels

Fig. 25.



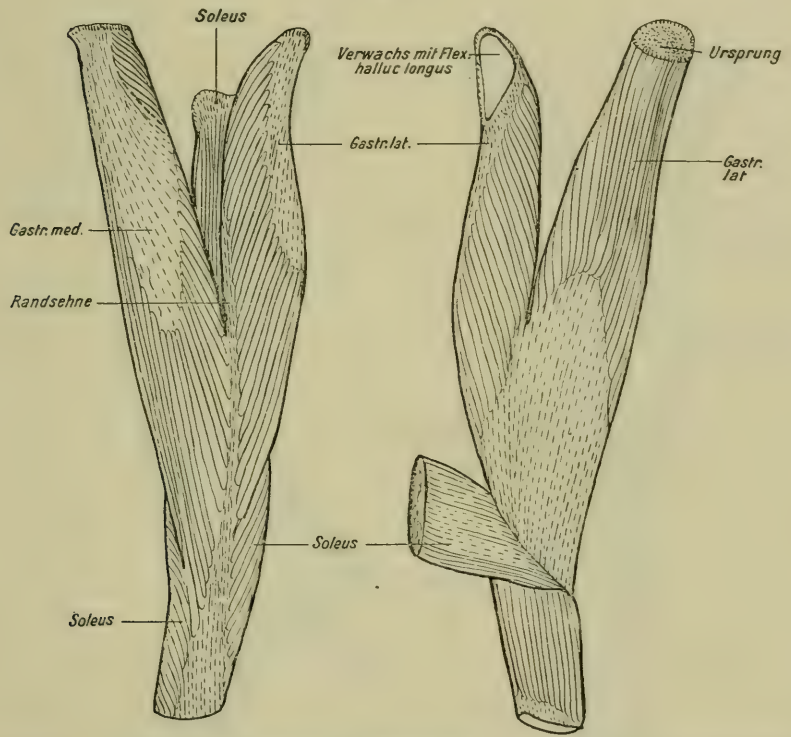
Schimpanse. a) Triceps surae von der Dorsalseite, b) und c) Ventralseite der beiden Gastrocnemii. Gr. 5/8.

ist vom Adductor magnus fast ganz bedeckt, welcher seine Insertion distalwärts bis auf das Lig. genu collat. med. ausdehnt. Eine beträchtliche Verfilzung der Ursprungs- bezw. Insertionssehnen beider Muskeln ist zu bemerken.

Der Ursprung des Cap. mediale gastrocnemii ist bei den Anthropoiden beträchtlich höher gerückt. Schon die Hylobatiden weisen einen bedeutenden Ursprung an der Rückfläche des Femur auf, allerdings nicht in dem Maße wie die übrigen Anthropoiden. Bei diesen ist die mediale Ursprungspartie stets mit der Gelenk-

kapsel in Beziehung, die laterale greift bei Schimpanse, Orang und Gorilla stufenweise höher auf das Femur hinauf, so daß die Ursprungslinie bei letzterem über dem Condylus steil ansteigt. Bei Schimpanse und Gorilla ist die Breitenausdehnung des Ursprungs lateralwärts eine geringe und reicht, auf den Condylus med. projiziert, nicht über dessen Mitte hinauf. Bei Orang dagegen ist das

Fig. 26.

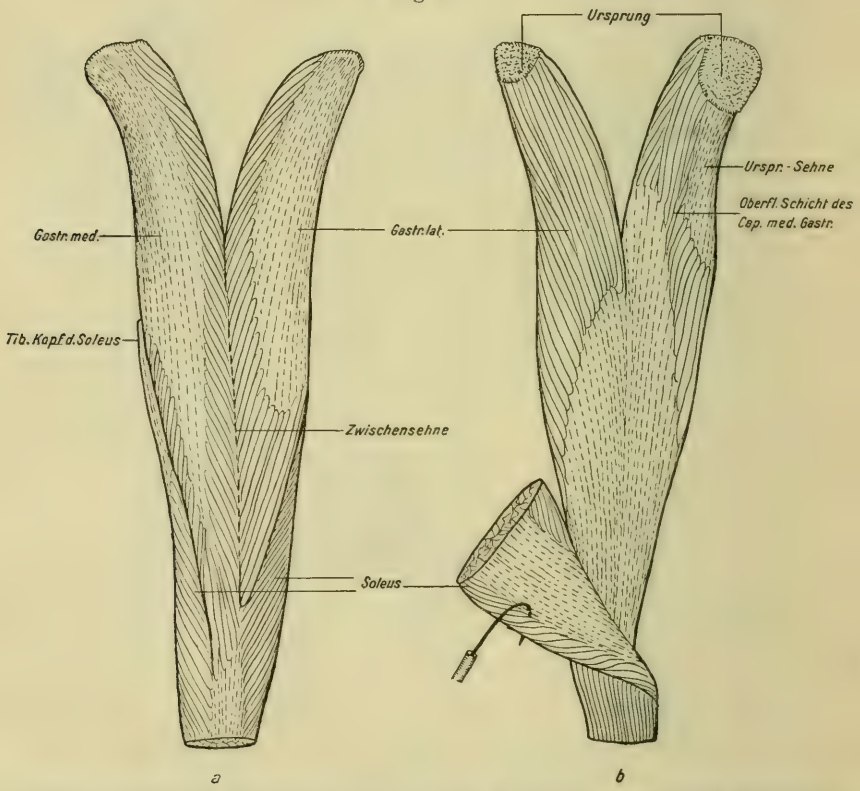


Orang utan. a) Triceps surae von hinten; b) die beiden Mm. gastrocnemii von vorn; man beachte die Randsehne des lat. Gastrocnemius. Gr. 3/4.

Ursprungsgebiet bis auf die Mitte des Femur ausgedehnt. Entsprechend dieser Anordnung hält sich die Ursprungssehne bei Orang an die laterale Condylusfläche, bei Schimpanse und Gorilla mehr an die mediale, bezw. dorso-mediale. Fig. 28 gibt ein Bild von der proximalen Ausdehnung des Ursprungs in der ganzen Primatenreihe. Die Ergebnisse erhalten wir durch Messung der totalen Muskellänge vom proximalsten Ursprungspunkte bis zu der Stelle des Calcaneus, wo dessen Dorsal- in die Plantarfläche übergeht. Die Gründe, die

mich für die Wahl des letzteren Punktes bewogen haben, sind in der Einleitung angegeben. Das betreffende Maß drückte ich in % zur Unterschenkellänge (Tibialänge) aus. Neben dem Mittel, das sich für eine Species ergab, fügte ich die minimale und maximale Ausdehnung für solche Gruppen bei, wo mir mehrere Exemplare zur Verfügung standen, es ergab sich dadurch zugleich ein Bild von der Variationsbreite des Merkmals bei der betr. Species.

Fig. 27.



Gorilla. a) Dorsalansicht des Triceps surae; b) die beiden Gastrocnemii von vorn, Soleus abgeschnitten und umgeklappt. Gr. 5/8.

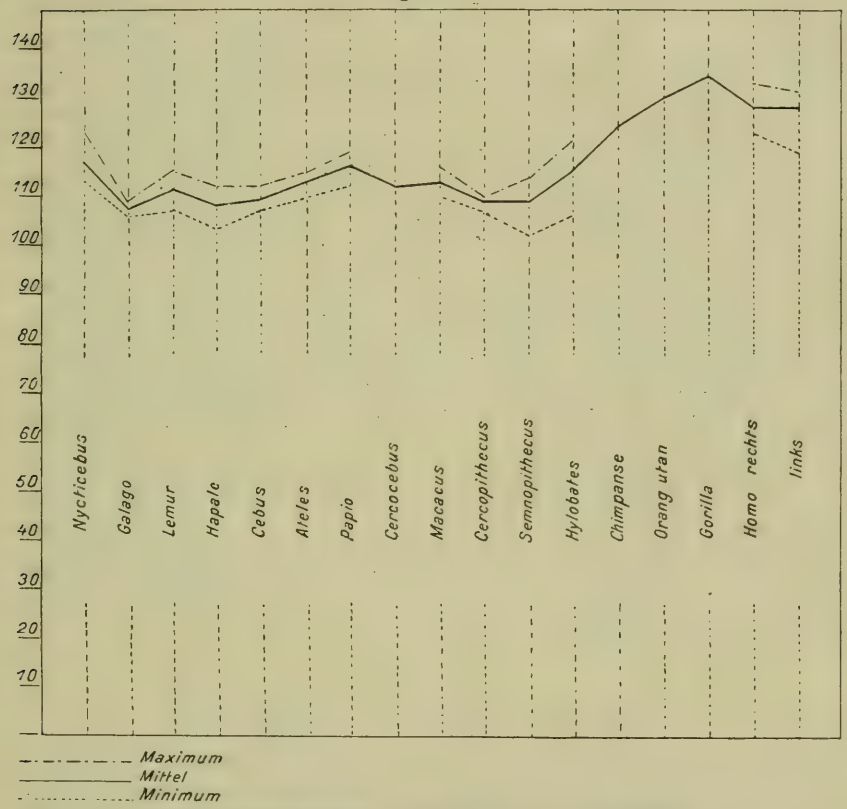
e) Homo.

α) Ontogenetische Befunde.

Es liegen in der Literatur einige Mitteilungen über die Entwicklungsvorgänge der Wadenmuskeln vor. Schomburg '00 untersuchte eine Reihe menschlicher Embryonen vom Ende der 6. Woche bis zur Geburt und fertigte an Hand von Serienschnitten Modelle an, welche

ein genaues Bild der Tatsachen gaben. Er gibt an (S. 47): »Der Gastrocnemius entspringt am Ende der 6. Woche nach den ersten Differenzierungsprozessen mit zwei Köpfen, die noch nicht scharf voneinander gesondert sind, nahe dem Epicondylus lat. Der mediale Kopf springt ventralwärts vor, vom Epicondylus med. ist er eine

Fig. 28.



Totale Länge des medialen Gastrocnemius in % zur Tibia-Länge.

weite Strecke entfernt. Der Muskel verläuft auf der Fibula, die er lateralwärts wenig überragt, deren medialen Rand er aber nicht erreicht, zum Fuß hinab. Seine Endsehne ist bis zum Tuber Calcanei ausgebildet. Der Muskel ist auf dieser Stufe von relativ geringer Größe. In der folgenden Zeit entwickelt sich der Gastrocnemius unter schneller Vermehrung seiner Muskelelemente medianwärts über die Flexoren und N. tibialis hinweg. Diese embryonale Wanderung des Gastrocnemius bleibt im Verlauf des Nerven angedeutet, indem der N. tibialis später im Innern der Muskulatur liegt und die Äste

für die Gastrocnemii mehr an der Innenfläche des Muskels eindringen.« Auch K. Ranke '97, 134 nimmt an, daß der M. gemellus surae durch Wanderung zur bleibenden Lage gelangt sein müsse, was sich noch in der Eintrittsrichtung seiner versorgenden Nerven gegenüber denen des M. plantaris ausdrücke. Nach Schomburg ist also der Gastrocnemius medialis ein ursprünglich fibularer Muskel von geringer Größe, der früh im Laufe der Entwicklung auf die mediale Seite gewandert ist. Diese Tatsache ist wenig bekannt. Innerhalb der Säugetierreihe gilt der mediale Gastrocnemius mit seinem Ursprung am Condylus oder Epicondylus medialis als einer der konstantesten Muskeln (Glaesmer '10, 153). Jene Tatsache deckt sich aber vollständig mit den Befunden bei den niederen Wirbeltieren. Ich habe an Hand sicherer Quellen nachzuweisen versucht, daß der fibulare Gastrocnemiusanteil bei den Amphibien und Reptilien der größere, ja in vielen Fällen der allein vorhandene ist, daß bei den Vögeln ein Überwiegen des äußeren Kopfes ebenso sicher wie die Neigung zur Verschmelzung beider Gastrocnemius-Ursprünge bekannt geworden ist. Es würde sich in Anbetracht dieser eindeutigen Befunde bezüglich der genannten Merkmale eine Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes ergeben.

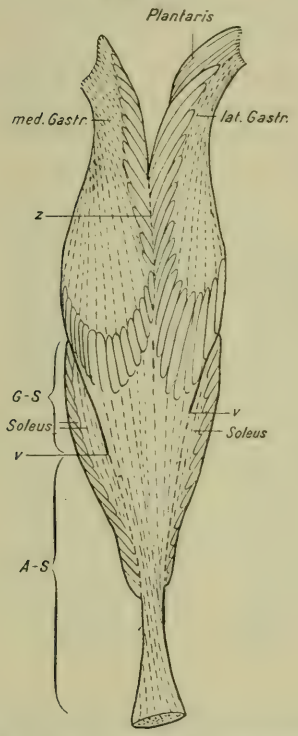
Im Anschluß hieran sei noch des Gastrocnemius tertius Erwähnung getan, den ich als abgespaltenen Rest des auf den medialen Condylus gewanderten Muskels ansehe. Ich werde später auf diese Erscheinung näher eingehen, wenn ich über die Varietäten des Gastrocnemius einiges ausführe.

β) Ursprungsverhältnisse beim Erwachsenen.

Sie sind individuell sehr verschieden. Es liegt zuweilen eine mehr laterale, zuweilen eine mehr mediale oder proximale Ausdehnung vor. Für den Ursprung des Caput mediale erwähnen Poirier '86 und Bellini '92 eine dreieckige Grube oberhalb des Condylus. Ich habe diese bei einem Teil der Femora auch gefunden; bei anderen war sie kaum oder nicht ausgeprägt. Sie liegt direkt über dem Condylus, am Übergang desselben in die Facies dorsalis femoris. In ihrem Grunde ist regelmäßig ein Schleimbeutel anzutreffen. Vom Rande der Grube und dem daran sich anschließenden Teile der Gelenkkapsel entspringt der Hauptteil des Muskels mit starker Sehne. Muskulöse Ursprungsbündel greifen median- und proximalwärts hinauf, befestigen sich an der Facies post. fem. und in vielen Fällen an

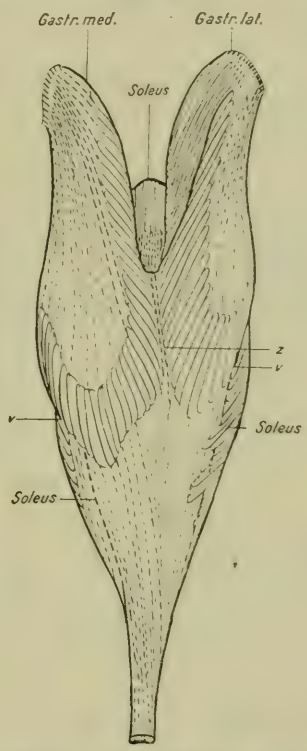
einer verschieden stark ausgeprägten Leiste, welche die Fortsetzung des Labium mediale der Linea aspera ist und zum Condylus medialis zieht. Die Leiste grenzt mit einer zweiten, welche als Fortsetzung des Labium later. der Linea aspera zum Condylus lat. zieht, ein flaches dreieckiges Feld ab, das Planum popliteum. Nicht immer

Fig. 29.



Homo. Triceps surae in der Dorsalansicht. Man beachte die Bildung einer leichten Zwischensehne (*z*) und die fächerartige Anordnung der Sehnenfasern in der Endsehne. Die Verwachsung mit dem Soleus ist eine tiefe (*v*), die Gastr.-Endsehne wird dadurch in die eigentliche »Achillessehne« (*A S*) und in ein »selbständiges Stück der Gastrocnemius-Sehne« (*G-S*) geteilt.

Fig. 30.



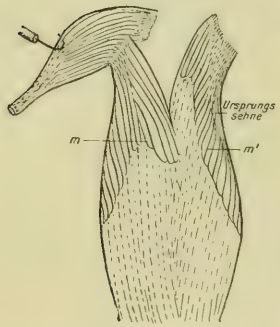
Homo. Triceps surae von hinten; der Bau des lat. Gastrocn. läßt einen verschmolzenen Plantaris vermuten, die Ventralseite (Fig. 33) zeigt keine Andeutung daran. Die Zwischensehne (*z*) ist gut entwickelt. Die Verwachsung mit dem Soleus (*v*) fällt in den fleischigen Teil der Gastrocnemii. Gr. 3/10.

erreichen die fleischigen Ursprungsbündel des medialen Kopfes jene Leiste; sie entspringen dann vom Planum popliteum. Der mediale Ursprungsteil des Muskels entsteht am Tuberculum adductorium oder unmittelbar oberhalb desselben. Die Sehnenfasern verfilzen sich dabei nicht selten mit denen des Adductor magnus. Der Muskelursprung tritt beim Menschen nie in Beziehung zum Epicondylus, da er sich

oberhalb desselben anheftet (Rauber-Kopsch '06 u. a. Lehrbücher erwähnen zwar den Epicondylus med. als Ursprungsgebiet des med. Gastrocnemius). Die Sehne zieht vom Tuberculum adductorium im Bogen um den Condylus und deckt dabei dessen proximale und laterale Fläche; indessen die mediale bleibt frei. Hier ziehen die Endsehnen der Mm. semitendinosus und semimembranosus vorbei und gleiten auf dem medialen Rande der Gastrocnemiussehne wie auf einer Rolle.

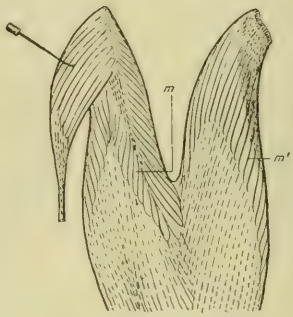
An den verschiedenen Ursprungsportionen des medialen Gastrocnemius kann man, wie wir es bei Poirier '86, 347 in ähnlicher

Fig. 31.



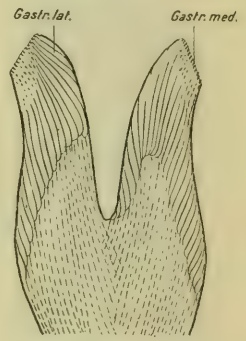
Homo. Ventralseite der Gastrocnemii; der oberflächliche Muskel des lat. Kopfes (*m*) ist nur angedeutet; der med. Gastrocn. zeigt eine oberflächl. Muskelschichte, welche (*m'*) aus der Ursprungssehne hervorgeht.

Fig. 32.



Homo. Ventralseite der Gastrocnemii; der oberflächliche Muskel (*m*) des later. Kopfes ist stark entwickelt, derjenige des medialen (*m'*) nur schwach.

Fig. 33.



Homo. Ventralseite von Fig. 30; Plantaris sowie oberflächlicher Muskel des lat. Gastrocnemius fehlen. Gr. 3/10.

Weise finden, eine Anordnung von drei Hauptpartien leicht erkennen: a) einen medialen Abschnitt am Tuberculum adduct. mit parallelen Fasern; b) einen mittleren Abschnitt, den stärksten, welcher mit konvergierenden Bündeln von der Kapsel über dem Condylus und am Übergang in die Facies post. fem. (auch von einer dort befindlichen Grube) entsteht; c) einen lateralen Abschnitt am Planum popliteum oder an den dasselbe begrenzenden Leisten.

Diese drei Portionen vereinigen sich zum Caput mediale unter anfänglicher Konvergenz ihrer sehnigen oder muskulösen Elemente. Durch verschieden starke Ausbildung der Ursprungsteile kommen die individuellen Verschiedenheiten zustande.

Zusammenfassung über den Ursprung des med. Gastrocnemius in der Primatenreihe. Ich lasse hier einen kurzen Überblick über

die beschriebenen Verhältnisse folgen und werde versuchen, die Befunde in der Reihe der Primaten zu deuten. Fig. 28 soll die verschiedenen Zustände der proximalen Ausdehnung des Ursprungsgebietes beleuchten.

Nach den vorliegenden Tatsachen ist der Ursprung nicht so regelmäßig, wie es in der Literatur ausgesprochen ist. In der Wanderung vom Condylus lat. fem. auf den Condylus med. werden vom Ursprungskopfe bei den Primaten etwas divergente Richtungen eingeschlagen.

1. Bei den niedern Affen, *Nycticebus* ausgenommen, heftet sich der Muskel auf der Höhe der Kapsel an, welche den ganzen Condylus med. fem. umzieht. Der Muskel neigt dazu, auf den Tibiarand herunterzusteigen und sich auch an ihm festzuheften (*Cebus* und fast alle niedern Catarrhinen). Bei den niedern Catarrhinen besteht die Tendenz, auf den Epicondylus med. fem. überzugreifen. Prosimier und Platyrrhine allein zeigen einen rein dorsalen Ursprung. Letztere lassen zwar durch öftere Verwachsung des Ursprungs mit der Insertionssehne des Adductor magnus die Tendenz zu einer medialen Ausbreitung erkennen. Mit dem Kapselursprung ist bei den niedern Affen noch eine kleine Ursprungspartie von der Facies post. fem. verbunden, die aber nur von geringem Umfang ist.

Nycticebus zeigt ein abweichendes Verhalten; er besitzt keinen Kapselursprung des Muskels, welcher nur von der Rückfläche des Femur entspringt. Ob er einen solchen Kapselursprung nie besessen oder denselben sekundär verloren habe, war nicht zu ermitteln.

2. Bei den Anthropoiden und dem Menschen hat die Wanderung mehr proximalwärts stattgefunden, ist auch weiter medianwärts erfolgt. Als Grenze für die mediale Wanderung ist das Tuberculum adductorium anzusehen, das in vielen Fällen von den medialen Ursprungspartien erreicht wird; es ist mit dem Ursprungsorte am Epicondylus der niedern Catarrhinen zu vergleichen. Die mediale Grenze des Gastrocnemiusursprunges ist also für Anthropomorphe und *Homo* dieselbe. Für die Hylobatiden ist eine weniger weitgehende Ausdehnung charakteristisch. *Hylobates leuciscus* scheint sich (wie auch in anderem) durch das Übergreifen auf den Epicondylus eher den niedern Catarrhinen anzuschließen. Der Hauptteil des Ursprungs zeigt bei den Anthropomorphen ein etwas abweichendes Verhalten gegenüber demjenigen bei *Homo* und den Hylobatiden. Bei ersteren umfaßt er den Kapselursprung in der ganzen Höhe des Condylus, beim Menschen und *Hylobates* nur in dessen proximaler

Hälfte, beim Menschen außerdem in Verbindung mit einer Anheftung an der oben beschriebenen Grube. Die lateralen Partien des Muskelursprunges haben bei Anthropoiden und *Homo* eine bedeutende proximale Ausdehnung erfahren; sie sind bei Orang und Gorilla noch weiter als beim Menschen verlagert. Während Gorilla und Schimpanse das Ursprungsgebiet nach oben und medianwärts sehr weit ausgedehnt zeigen, beziehen Orang und der Mensch noch beträchtliche muskulöse Elemente vom Planum popliteum. Beim Menschen können sie zur Bildung einer Crista führen.

Entsprechend der mehr proximal — oder medianwärts erfolgten Ausdehnung des Ursprungsgebietes treffen wir auf gewisse Verwachsungen mit angrenzenden Muskeln. Die Insertionssehne des M. adductor magnus steht bei den Anthropomorphen in der Regel, beim Menschen sehr häufig, in Verbindung mit Ursprungsbündeln des Gastrocnemius. Bei den Macacen, Cercopitheken und Hapaliden ist ebenfalls eine solche Verfilzung in geringem Grade ausgeprägt. Für sämtliche niedere Catarrhinen, deren Ursprung stets auf den Epicondylus übergreift, ist eine Verwachsung mit der Insertionssehne des M. semimembranosus bemerkenswert.

Hand in Hand mit der Machtentfaltung des Gastrocnemius med. haben sich beim Menschen bessere Anheftungsverhältnisse entwickelt: die Leiste, welche das Planum popliteum begrenzt, die genannte Grube und in vielen Fällen die Beanspruchung des Tuberculum adduct. für einen Teil der Ursprungsfasern. Letzterer Umstand ist auch bei den Anthropomorphen mehr oder weniger ausgeprägt. Die anderen Merkmale sind typisch menschliche, die keinem Affen zukommen.

2. Sesambein.

In der Ursprungssehne des medialen Kopfes kann ein Sesambein eingeschlossen sein. Es ist dies auch, wie wir später sehen werden, im lateralen Kopf häufig der Fall. Das Wesen eines solchen Gebildes ist schwer zu ergründen.

Die Deutung des Namens hat bereits zu Meinungsdifferenzen Anlaß gegeben: Stieda '02 führt ihn auf Sesamum, eine im Orient sehr verbreitete Pflanze zurück, deren Samenkörner mit dem Knochen verglichen worden sind. Auch Triepel '08 leitet ihn von der Sesampflanze ab. Pfitzner '92, S. 520 stellte sich in Gegensatz zu diesen Ansichten und behauptete, daß diese kleinen Knochenstücke nach einer alten unbekannten Pflanze benannt wurden, zu der heute als Sesam bezeichneten Pflanze aber nicht die geringste Beziehung hätten.

Der Streit um diese Frage ist von geringer Bedeutung im Gegensatz zu den Meinungsverschiedenheiten, die über die Herkunft der Sesamknochen und über deren Wesenseigenschaften herrschen. Ich werde auf diese Fragen eingehen, nachdem die Verhältnisse an beiden

Tabelle 8.

		Autor	Sesambein	
			medial.	lateral.
Monotremen	*Ornithorhynchus*	Meckel '28	fehlt	fehlt
Marsupialier	*Didelphys, Dasyurus, Phalangista*	- - Gruber '75	-	1
Insectivoren	*Sorex, Erinaceus*	-	-	fehlt
	Talpa	- Leche '98	-	1
Dermoptera	*Galeopithecus*	- -	-	fehlt
Chiropteren	*Pteropus*	- -	-	-
Edentaten	*Bradypus, Dasypus, Myrmecophaga*	- -	-	-
	Orycteropus	- -	-	1
Rodentier	*Lepus, Cavia*	Gruber '75	1	1
	Cavia	Autor	fehlt	1
	Murinen	Meckel '28 Playfair u. Murrich '04	-	1
Carnivoren	a) Fissipedier:			
	Ursus actor	Gruber	-	1
	Canis lupus, C. vulpes	-	1	1
	Canis familiaris, Felis domestica	-	1	1
	Felis domestica	Martin '04 Ellenberger u. Müller '96	1	1
	- - 44%	Pfitzner '92	1	1
	- - 56%	Pfitzner '92	fehlt	1
	- -	Meckel Playfair u. Murrich	-	1
	b) Pinnipedier:			
	Phoca	Gruber	-	fehlt
Ungulaten	a) Perissodactylen:			
	Pferd	- Meckel	-	-
	b) Artiodactylen:			
	Sus scropha	Gruber	-	-
	Cervus tarandus	-	-	-
	Ruminantier im allgemeinen	Meckel '28	-	-
	Cervus	- Le Double '97	-	1

Gastrocnemiusköpfen der Primaten geschildert sind. Ich bespreche zuerst das Vorkommen eines Sesambeines im medialen Gastrocnemius und werde im Anschluß an die Beschreibung der Zustände im lateralen Kopf die verschiedenen Ansichten über das fragliche Gebilde zu beleuchten versuchen.

Tabelle 8 gibt einen Überblick über das Vorkommen eines Sesambeines bei den niederen Säugetieren. Im medialen Kopf scheint der Knochen fast ganz auf die Bodentiere und Carnivoren beschränkt zu sein, und auch hier noch mit Ausnahmen, wie aus den verschiedenen Angaben der Autoren für dieselbe Species ersichtlich wird. Parson '98 geht fraglos zu weit, wenn er behauptet, daß bei den meisten niedern Säugern, ausgenommen die Ungulaten, ein Sesambein vorhanden sei.

In der Primatenreihe ist der Knochen konstanter.

1. Prosimier. Bei *Nycticebus tardigradus* fehlt ein Sesambein vollständig. Das hängt wohl damit zusammen, daß der Muskelursprung proximalwärts heraufgerückt ist und seine Beziehungen zur Gelenkkapsel fast ganz aufgegeben hat, denn das Sesambein ist stets, wie wir sehen werden, mit dieser in Verbindung. *Galago garnetti* weist ein verhältnismäßig mächtiges Sesambein auf. Es liegt, wie bei allen Formen, z. T. in der Kniekapsel und ist in die Ursprungssehne eingelassen, welche teilweise von ihm, teilweise von der umgebenden Kniekapsel entspringt. Größe und Form des Sesambeins können variieren. Bei *Galago* ist es kugelig und rollt mit einer kleinen abgeflachten Fläche auf dem Condylus medialis femoris. Sämtliche Lemuriden weisen ebenfalls ein wohlausgebildetes Sesambein auf; es ist noch ziemlich groß, aber stark abgeflacht. Unter den Prosimiern scheinen also recht differente Zustände zu herrschen: *Nycticebus* und *Stenops* (nach Gruber 76) ermangeln eines Sesambeines, *Galago* weist ein sehr großes auf, und die Lemuriden besitzen ein mehr abgeflachtes.

2. Platyrrhinen. *Cebus* besitzt in der medialen Ursprungssehne ein kugeliges, großes Sesambein, das mit einer geringen Abflachung auf dem Condylus femoris rollt. Bei *Hapale* variieren die Zustände; stark abgeflachte oder kugelige Sesambeine kommen vor. Sie können aber auch weniger ausgesprochen abgerundet sein und dann zu unbestimmt eckiger Form hinneigen. Nach Pfitzner '92 würde dies Zustände darstellen, die zu Abortivformen überleiten. Das bei *Ateles* ebenfalls regelmäßig zu treffende Sesambein ist außerordentlich mächtig und hat die Form einer Halbkugel, deren Basis als wohlausgebildete Gelenkfläche auf dem Condylus fem. sich be-

wegt. Unter den Platyrrhinen ist der Knochen also stets anzutreffen: in verschieden guter Ausbildung bei *Hapale*, bei *Cebus* und *Ateles* in wohlausgebildeter Form.

3. Die niedern Catarrhinen haben durchschnittlich ein gut entwickeltes Sesambein, das meist etwas höher ist als breit. Bei den Papionen ist es kugelig und ziemlich groß, bei den Macacen bedeutend kleiner und abgeflacht; es ist hier ganz an den med. Rand der Sehne gerückt, so daß die lateralen Ursprungspartien des Muskels nicht mit ihm in Verbindung stehen. *Cercocebus* besitzt ein außerordentlich kräftiges, halbkugeliges Sesambein, ebenso *Semnopithecus*; bei beiden ist die Fläche entsprechend der Wölbung der Condylusfläche, auf der es sich bewegt, ein wenig vertieft. *Cercopithecus* hat ähnlich wie die Papionen ein kugeliges, ziemlich großes Sesambein. Es ist also bei den niedern Catarrhinen durchschnittlich recht bedeutend entwickelt, am schwächsten bei den Macacen, immerhin auch hier zu einer wohlausgebildeten Form. Abortivformen oder Andeutungen an solche kommen nicht vor.

4. Die Anthropoiden nehmen eine besondere Stelle in der Primatenreihe ein. Nach Leche '98 fehlt ein solches bei allen höhern Affen in beiden Köpfen. Bei den Hylobatiden vermißte Kohlbrugge '97 ein solches bei drei Individuen (vgl. auch Kohlbrügge '90). Hepburn '92 fand bei seinem Exemplar einen Knochen (zitiert von Kohlbrugge). Vier von mir untersuchte Tiere wiesen an rechten Extremitäten sehr verschiedene Zustände auf: a) *Hylobates syndactylus:* bei einem Exemplar fehlte jede Spur eines Sesambeines; bei einem andern war ein solches als dicke, unregelmäßig geformte Einlagerung in die Ursprungssehne vorhanden. Es war nicht rund abgegrenzt, wie es bei gut ausgebildeten Sesamknochen der Fall ist, konnte also nach Pfitzner zu den Abortivformen gerechnet werden. b) *Hylobates leuciscus*: ein Tier besaß ein stark reduziertes Sesambein als ungeformtes, sehr kleines Knochenstück; ein anderes Tier, dessen Triceps surae sonst noch in verschiedenen Merkmalen viel Anklänge an Verhältnisse bei niedern Affen zeigte, besaß ein wohlausgebildetes Sesambein, das wie bei den Macacen stark auf die mediale Seite der Ursprungspartie gerückt war. Wir können also für die Hylobatiden über Vorkommen und Ausbildung eines Sesambeines im medialen Gastrocnemius folgendes aussagen:

gut ausgebildet	in 25 %
reduziert	- 50 %
fehlt	- 25 %

Bei Schimpanse fehlt nach Champneys '72 ein Sesambein. Kohlbrugge bestätigt, daß in der Regel keines vorhanden sei; doch soll nach ihm Gratiolet im medialen Kopf eines gefunden haben. Auch bei dem von mir untersuchten Exemplar fehlt jede Spur eines solchen. Dasselbe gilt für Orang und Gorilla, die mir zur Verfügung standen. Sommer '06, Kohlbrugge '97, letzterer auch an der Hand von Zitaten (Sandifort, Owen, Hepburn), stellten fest, daß ein Sesambein bei diesen Tieren im medialen Gastrocnemius vollständig fehlte.

Die Anthropoiden weichen demnach vollständig von den niedern Affen ab. *Hylobates* besitzt noch am häufigsten ein Sesambein, allerdings in der Mehrzahl der Fälle als sehr reduzierte Form. Bei Schimpanse kommt es sehr selten vor; bei Orang und Gorilla scheint es vollständig zu fehlen.

5. Über die Verhältnisse bei *Homo* gehen die Ansichten auseinander. Ältere Autoren wie Heister, Morgagni, Hyrtl, Macalister bejahen das Vorkommen eines Sesambeines im medialen Gastrocnemius, abgesehen von solchen Forschern, die es im medialen sowie im lateralen Gastrocnemius gefunden haben wollen. Bourgery '31, S. 103 will es sogar häufiger im medialen Kopf, besonders bei Greisen, als ein Produkt oft wiederholter Reizungen, bemerkt haben. Zweifelhaft scheint mir die Angabe von Parson '98, S. 750 zu sein, in welcher er aus dem »Collective Investigation Report of the Anatomical Society for 1897« die Tatsache zitiert, daß das laterale Sesambein in 28 %, das mediale in 13 % auftrete. »They are occasionally ossified in the outer head, but very rarely in the inner.« Ich bin geneigt, den größten Teil der Fälle, besonders diejenigen, die nicht ossifiziert sind, zu den Erscheinungen zu rechnen, welche Pfitzner als Sesamoide bezeichnet. Jedenfalls stellen die Untersuchungen der jüngeren Autoren fest, daß ein Sesambein im medialen Kopf äußerst selten sei. Gillette '72 und Gruber '76 sprechen sich ganz gegen dessen Existenz aus. Letzterer untersuchte darauf 2340 Extremitäten. Ost '77 fand bei 30, Testut '84 bei 40, Pfitzner '92 bei 385 Extremitäten nie ein solches Gebilde vor. Auch meine Untersuchungen an 120 Gastrocnemii hatten ein gleiches Ergebnis. Dagegen meldet Le Double '97, S. 360, daß er 1893 an einer rechten Extremität je ein Sesambein im lateralen und medialen Gastrocnemius gefunden habe. Stieda '02 wies in den Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft zu Pavia 1902 »ein äußerst seltenes Präparat vor: ein mediales Sesambein im medialen Kopf des M. gastrocnemius«.

Das Präparat stammte aus dem Königsberger Präpariersaal von einem männlichen Individuum unbekannter Herkunft her. Das Sesambein articulierte mit dem medialen Condylus, war in die Kapselwand des Kniegelenks eingeschlossen und 1 cm im Durchmesser. Das Vorkommen eines Sesambeines im medialen Gastrocnemius ist also auch neuerdings als sichere Tatsache festgestellt, nur ist es äußerst selten.

Tabelle 9.

	Species	Individ. Zahl	mediales Sesamb.	laterales Sesamb.
Prosimier	*Nycticebus tard.*	4	fehlt	fehlt
	Galago garn.	2	1	1
	Lemurinae	7	1	1
Platyrrhinen	Hapalidae	6	1	1
	Cebidae	4	1	1
	Ateles ater	3	1	1
Catarrhinen, a) niedere	*Papio*	5	1	1
	Cercocebus coll.	1	1	1
	Macacus cynom.	3	1	1
	Cercopithecus	3	1	1
	Semnopithecus	4	1	1
b) Anthropoiden	*Hylobates*	4	25 % gut entwick. 50 % reduz. 25 % fehlend	fehlt
	Schimpanse	1	fehlt	-
	Orang utan	1	-	-
	Gorilla	1	-	-
Homo		120	-	vorhanden in 12,5 %

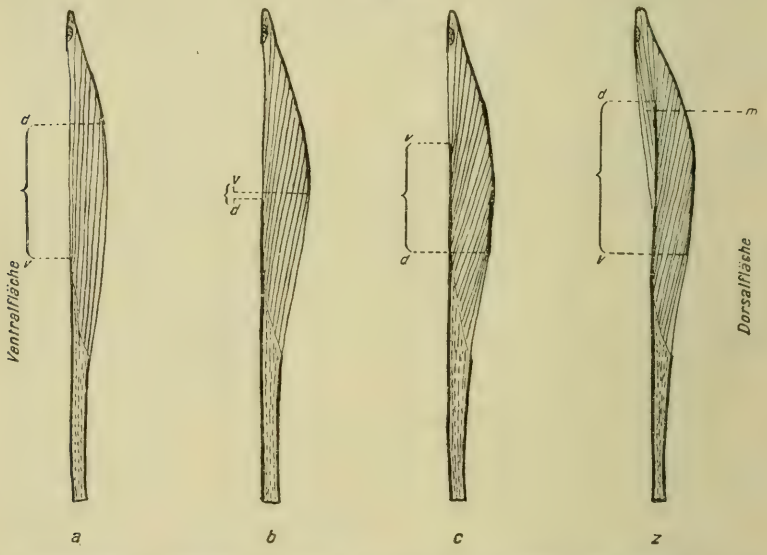
Einen Überblick über die ganze Primatenreihe verschafft uns die Tab. 9. Sie bringt die Befunde meiner Untersuchungen deutlicher zur Anschauung. *Nycticebus* entbehrt eines Sesambeines, ebenso *Stenops* (Gruber) unter den Lorisinae. Bei den übrigen Prosimiern, den Platyrrhinen und niedern Catarrhinen ist es gut entwickelt. Nur *Galago* zeigt neben wohlausgebildeten Formen eine Annäherung zu Abortivformen. Unter den Anthropoiden weist *Hylobates* einen geringen Prozentsatz eines typischen Sesambeines auf, häufiger aber reduzierte Formen; in vielen Fällen fehlt es überhaupt. Schimpanse, Orang und Gorilla entbehren gänzlich eines solchen. Nach Gratiolet ist allerdings die Möglichkeit des Vorkommens beim Schimpansen nicht ausgeschlossen. Bei *Homo* ist ein Sesambein äußerst selten. Bringt man die unendlich zahlreichen Beobachtungen

der Anatomen in Rechnung, die statistisch nicht verwertet wurden, und dabei nur die zwei Fälle, welche die neuere Literatur aufweist, so kann man erst ermessen, wie selten ein Sesambein im medialen Gastrocnemius des Menschen ist.

3. Muskelbauch.

Der morphologische Bau des medialen Gastrocnemius zeigt bei den verschiedenen Vertretern der Primaten keine großen Differenzen. Der Bündelverlauf vollzieht sich durchweg von der Dorsal-

Fig. 34.



a—c: Sehnendeckung, schematisch. Durch die zunehmende Ausdehnung der Ursprungs- (*d*) und Insertions- (*v*) Sehne nimmt die Muskelbündellänge ab. *z*: Eine oberflächliche Muskelschicht (*m*) deckt zum Teil die Facies ventralis des medialen Gastrocnemius (*Homo*) bezw. des lat. Gastrocn. (nied. Affen); schematisch.

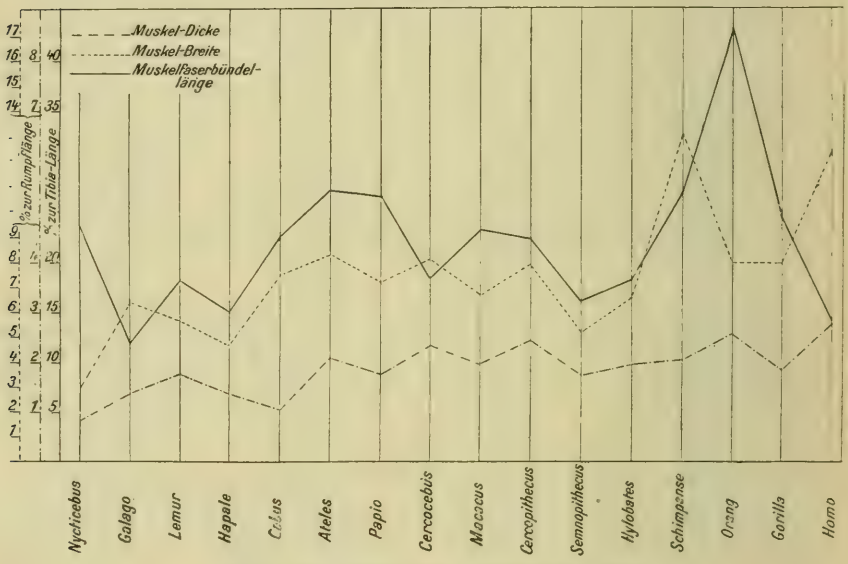
seite distalwärts nach vorn. Dies hängt mit der Bildung der Ursprungssehne zusammen, welche den Muskel vom Ursprung an auf seiner Dorsalseite mehr oder weniger tief herunter bedeckt. Von ihr nehmen unterhalb der Befestigung am Femur mächtige Muskelmassen ihren Ursprung, welche ebenfalls ventro-distalwärts zur Endsehne ziehen. Diese erstreckt sich mehr oder weniger weit proximalwärts als oberflächliche Sehne. Von ihrer proximalen Ausdehnung und derjenigen der Ursprungssehne distalwärts hängt die Länge der Muskelfaserbündel ab (Fig. 34). Die Grenzen dieser Sehnen, welche den Muskel teilweise bedecken, sind schwierig zu bestimmen.

Der Glanz derselben ist bei der makroskopischen Untersuchung das einzige Merkmal, sie von der Muskeloberfläche zu unterscheiden. Da sie sich ganz allmählich verlieren, so spielen verschiedene Umstände mit, die genaue Bestimmung der Grenzen zu erschweren. Dickere Muskeln zeigen durchweg eine dichtere Anordnung der sehnigen Elemente als schwach entwickelte Muskeln, bei denen die wenig deutlichen Sehnen streckenweise leicht übersehen werden. Die oberflächliche Sehne verläuft bei der einen Species als schmaler langgezogener Streifen tief auf den Muskelbauch herab, bei einer anderen bedeckt sie die ganze Muskelbreite und ist dann kürzer, und oft scheinen individuelle Verschiedenheiten innerhalb einer Species eine verschieden starke Ausbildung zu bedingen. Der Wechsel der Beleuchtung erschwert die Beurteilung des Befundes, welche trotz der größten Sorgfalt des Untersuchenden oft beeinflußt wird. Diese Umstände veranlaßten mich, die Verhältnisse der Sehnendeckung nicht zu berücksichtigen und statt ihrer die genau zu bestimmende Länge der Muskelfaserbündel aufzunehmen, welche in Correlation zu ihnen steht.

Der morphologische Bau des medialen Gastrocnemius ist in der ganzen Primatenreihe ein gleichartiger. Die Anthropomorphen, unter den Hylobatiden *H. syndactylus*, in gewissem Grade auch *Ateles* zeigen auf den ersten Blick eine andere Struktur als andere Affen. Dies ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall. Eine Verlängerung des Muskelbauches auf Kosten der Endsehne kann zu dieser Täuschung Veranlassung geben. Bemerkenswert ist, daß unter den Hylobatiden nur *Syndactylus* den Anthropomorphen sich ähnlich erweist. *Hylob. leuciscus* zeigt den Charakter der niedern Affen. Beim Menschen weicht der Bau durch einige an und für sich unscheinbare Differenzen ab, die aber in ihrer Gesamtheit das Bild etwas verändern und darauf hinwirken, den Muskel zu einem ungleich kräftigeren als bei den Affen zu gestalten. Schon der Ursprung ist beim Menschen mächtiger als bei diesen. Nur die Anthropomorphen haben noch eine ähnliche Ursprungsbreite, wie sie der menschliche Gastrocnemius zeigt. Die besonders medial kräftige Ursprungssehne des Menschen erreicht einen Grad der Ausbildung wie bei keinem Affen, mit Ausnahme vielleicht von Gorilla; ihre Form hat sich ganz der Umgebung angepaßt, so daß die Insertionssehnen der Unterschenkelbeuger auf dem medialen Rande der Sehne wie auf einer Rolle gleiten. Die Ursprungssehne dehnt sich dabei meist um den medialen Rand und verschieden weit auf die Vorderseite des Muskels aus

(Fig. 31 u. 32). Von diesem Teil der Sehne entspringen dann Muskelbündel, welche als dünne Lagen auf der Facies ventr. der ventralen Oberflächensehne inserieren. Dieser oberflächliche Muskel verstärkt bei *Homo* und in etwas geringerem Maße beim Gorilla den medialen Gastrocnemius. Ich fand ihn bei den Affen nur noch zweimal: bei *Macacus cynomolgus* (Fig. 16) in schwacher Ausbildung und an einem *Hylobates*, der einen ganz menschenähnlichen Plantaris aufwies (Fig. 21). Der proximale Teil der Endsehne liegt also in diesen Fällen nicht

Fig. 35.



Mächtigkeitsausbildung des medialen Gastrocnemius.

mehr in ganzer Ausdehnung an der Oberfläche, sondern ist teilweise von diesem flachen Muskel bedeckt. Die schematische Fig. 34 soll zeigen, wie die Endsehne, proximalwärts verlängert, auf ihrer Dorsal- und Ventralfläche der Insertion von Muskelbündeln dienen kann. Von außen gesehen bieten die Präparate kaum merkliche Unterschiede.

Um bei einem Organ, z. B. einem Knochen, den Grad seiner Mächtigkeit zu bestimmen, nehmen wir die verschiedenen Längen- und Breitenmaße. Sie geben uns ein Bild davon, wie sich das betreffende Organ bei bestimmten Species verhält. Anders ist dies bei den Muskeln. Breite und Dicke eines Muskels allein sind für seine Kraftleistung nicht maßgebend. Man denke an den langen M. sartorius, der trotz seiner relativ beträchtlichen Menge muskulöser Ele-

mente keine großen Leistungen ausüben kann, oder an den M. masseter, der trotz seiner geringen Ausdehnung ein äußerst kräftig wirkender Muskel ist. Vor allem sind für die Beurteilung der Kraft eines Muskels die Länge und die Zahl der ihn bildenden Faserbündel maßgebend, denn sie stehen in direkter Beziehung zur Größe des Muskelquerschnittes. Außer der Länge der Faserbündel berücksichtigte ich die Breite und Dicke der Muskeln; sie sind in Kombination mit der Bündellänge immerhin von Bedeutung für die Muskelleistung. Bei gleicher Bündellänge kann letztere große Veränderungen durch Zu- oder Abnahme der Breite oder Dicke erfahren, da durch eine solche eine Vermehrung bzw. Verminderung der Muskelbündel gegeben wird.

Um die Mächtigkeitsentwicklung der einzelnen Glieder des Triceps surae festzustellen, habe ich sie also auf drei Momente untersucht: auf Länge der Muskelfaserbündel, auf größte Dicke und auf größte Breite des Bauches. Die beiden letzten Maße drückte ich in ihrem Verhältnis zur Rumpflänge aus. Da sie keine Längenmaße darstellen, ist für sie ein Vergleich mit der Tibialänge nicht angebracht, denn diese ist der Verkürzung bzw. Verlängerung im Laufe der Phylogenie wie Ontogenie unterworfen. Aus der Kombination der drei Faktoren (Figg. 35, 39, 71 bringen sie in übersichtlicher Weise zur Darstellung) ist ein annähernd richtiges Bild vom Verhalten dieser Muskeln in der Primatenreihe zu erhalten. Dicke und Breite der Muskeln können allerdings durch längere Untätigkeit beeinflußt sein; doch muß ich diesen Punkt, wie die Verhältnisse einmal liegen, unberücksichtigt lassen und annehmen, daß der größte Teil der untersuchten Individuen einer kleinen Veränderung mehr oder weniger unterlegen gewesen ist, wodurch ein Ausgleich zustande kommt.

Die Befunde sind folgende (Fig. 35 diene der anschaulichen Darstellung): 1. Prosimiae: Barnard ('75 S. 126), Mivart und Murie ('65 S. 250) sagen übereinstimmend aus, daß die Wadenmuskeln bei *Nycticebus tardigradus* sehr schwach entwickelt seien. Loth ('08 S. 205) und M. Sawalischin ('10 S. 569) betonen die geringe Ausbildung der Plantaraponeurose und des Flexor digitorum brevis. Der Gastrocnemius med. ist schwach, schmal und dünn. Insertions- und Ursprungssehne bedecken den Bauch nur unbedeutend und kommen nicht im entferntesten zur gegenseitigen Deckung. Die Faserbündel sind infolgedessen sehr lang und ziehen parallel zur Endsehne. *Galago*, der für seine außerordentliche Aktivität

(Forbes, '94 S. 41) leistungsfähigere Wadenmuskeln braucht, zeigt einen ziemlich kräftigen inneren Kopf. Die Sehnendeckung ist entsprechend den auffallend kurzen Muskelbündeln sehr ausgedehnt. Die Muskelbreite hingegen und hauptsächlich die Dicke sind unbedeutend. Die Lemurinae sind als ausgezeichnete Springer, besonders *L. catta* (Mollison, '10 S. 177), ebenfalls mit kräftigen Gastrocnemii ausgestattet. Die Bündellänge ist bei *L. macaco*, wenn auch etwas länger als bei *Galago*, sehr kurz, besonders aber bei *L. rufus* und *L. catta*. Dies entspricht einer beidseitig ausgedehnten Sehnendeckung bei diesen Tieren. Breite und Dicke des Muskels sind gering.

Die Prosimier schlagen also betreffs der Mächtigkeit des medialen Gastrocnemius zwei Richtungen ein: bei *Nycticebus* besteht ein in jeder Hinsicht schwacher Muskel, während *Galago* und *Lemur* wohl dünne und schmale Muskeln besitzen, deren Faserbündel aber, besonders bei *Galago*, sehr kurz und dadurch sehr zahlreich und wirksam sind.

2. Platyrrhine. *Hapale* hat im ganzen schwach entwickelte Wadenmuskeln; der mediale Kopf ist bei *H. jacchus* und *H. penicillata* dünn und schmal. Bei beiden Arten wird aber die Muskelwirkung durch eine ziemlich geringe Bündellänge etwas verstärkt. Bei *Cebus* nimmt der Muskel in dem Maße an Breite zu, wie er an Dicke gegenüber den vorigen Formen verloren hat. Die Bündel sind entsprechend der unbedeutenden Sehnendeckung ziemlich lang; der Muskel ist daher eher schwach zu nennen. Einen anscheinend kräftig entwickelten Gastrocnemius hat *Ateles*; der Muskel ist ziemlich breit und dick; doch ist der Bauch nur wenig von der Ursprungs- und Insertionssehne bedeckt. Die Faserbündel sind infolgedessen sehr lang.

Die Platyrrhinen haben also sämtlich einen schwachen Gastrocnemius medialis. Bei einigen (*Hapale*) ist die Bündellänge kurz, Breite und Dicke des Muskels sind gering; bei andern sind Dicke und Breite (*Ateles*) oder wenigstens die Breite (*Cebus*) bedeutend und die Bündellänge eine beträchtliche, so daß die Mächtigkeit des Muskels bei allen Formen keine hervorragende ist.

3. Bei den niederen Catarrhinen finden wir keine großen Unterschiede. Breite und Dicke des Muskels sind mäßig stark, die Bündellänge ist meist eine ansehnliche, so daß der mediale Gastrocnemius wenig kräftig ist. Die Papionen zeichnen sich durch besonders lange, die Semnopitheciden durch kürzere Muskelbündel aus. Bei letztern sind dagegen Breite und Dicke des Muskels ge-

ringer, so daß der Gastrocnemius auch nicht kräftiger erscheint als bei den andern Arten.

4. Bei den Anthropoiden sind die Verhältnisse recht verschieden: *Hylobates leuciscus* schließt sich mit einem eher schmalen und dünnen Muskelbauch den niedern Catarrhinen an. Bei *H. syndactylus* ist der Muskel etwas mächtiger, die Bündellänge wenig kürzer. Schimpanse besitzt einen außerordentlich breiten, mäßig dicken Gastrocnemius medialis; die Faserbündel sind trotz ausgedehnter Sehnendeckung lang und beeinträchtigen die Kraftleistung des Muskels, der durch seine große Breite sehr mächtig erscheint. Orang besitzt einen bedeutend schmäleren, ziemlich dicken Muskel. Die Sehnendeckung ist sehr gering. Infolgedessen ist die Bündellänge eine ungewöhnlich lange. Bei Gorilla zeigt der Muskel eine mäßig starke Entwicklung; Breite und Dicke sind ähnlich der bei den niedern Catarrhinen, ebenso wie die Bündellänge. Die Anthropoiden zeigen demnach größtenteils gleiche Verhältnisse wie die niedern Affen. Der Unterschied, der zwischen den Anthropoiden und dem Menschen besteht, muß um so mehr auffallen.

5. *Homo* überragt durch die kräftige Ausbildung des Gastrocnemius sämtliche Primaten. Er wird in der Breite des Muskels von Schimpanse ein wenig übertroffen, in der Kürze der Faserbündel von *Galago*. In beiden Fällen sind aber die übrigen Faktoren bei *Homo* derart gut entwickelt, daß der Gastrocnemius medialis bei ihm weitaus der mächtigste ist.

Ein Vergleich bezüglich der Mächtigkeit des Muskels bei den Primaten führt zu folgendem Ergebnisse: Die höchste Rangstufe nimmt *Homo* mit einem außerordentlich breiten, dicken Muskelbauch ein, dessen Bündel sehr kurz sind. Einen sehr schwachen Muskel besitzt *Nycticebus*. Zwischen beiden Graden liegen die wechselnden Verhältnisse der übrigen Arten, d. i. der sämtlichen Prosimier und Platyrrhinen mit schwachem Muskelbauche, wobei *Galago* die verhältnismäßig günstigsten Faktoren aufzuweisen hat. Bei den niedern Catarrhinen ist die Ausbildung der drei entscheidenden Merkmale eine gleichförmige; sprunghafte Entwicklung des einen oder andern kommt nicht vor. Die Anthropoiden bewegen sich nach verschiedenen Richtungen: Schimpanse überholt die niedern Affen durch größere Muskelbreite, Orang durch beträchtlichere Dicke und ein sprunghaftes Längerwerden der Muskelbündel; *Hylobates* und Gorilla weichen kaum vom Mittel ab.

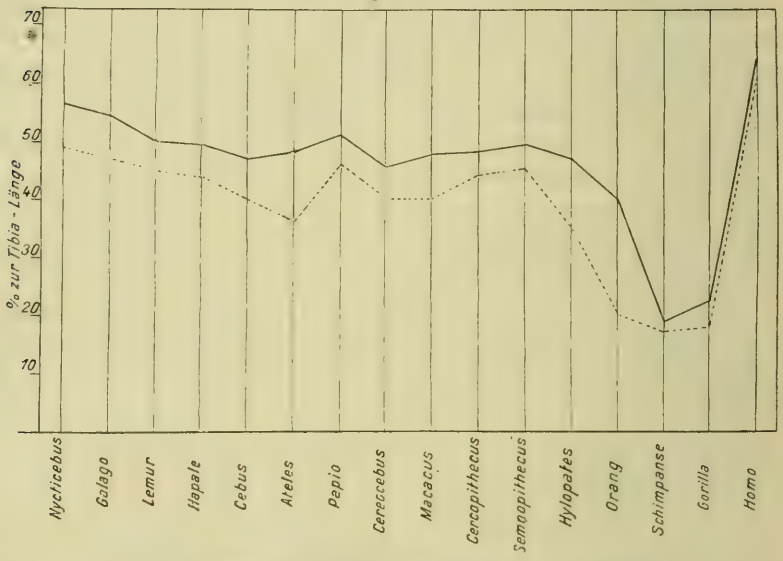
Zu der mächtigen Entwicklung der muskulösen Elemente tritt

bei *Homo* als weiterer Faktor die eingangs erwähnte Neubildung in der Struktur des Muskels hinzu, welche nur ausnahmsweise bei den Affen angetroffen wird und ebenfalls der Verstärkung des Muskels dient.

4. Übergang des medialen Gastrocnemius in die Endsehne.

Der Übergang erfolgt in der Primatenreihe verschieden hoch. Durch die Feststellung der Übergangsstelle erhalten wir ein getreues

Fig. 36.



Höhe des Überganges des medialen Muskelbauches in seine Endsehne.

——— Entfernung vom Calcaneus — $\frac{\text{med.} + \text{lat. Rand}}{2}$ der Übergangslinie.

------ Entfernung vom Calcaneus — distalster Punkt des Muskelbauches.

Bild von der Länge des Bauches und der Endsehne. Daß beide Größen für die Beurteilung der Muskelarbeit von wesentlicher Bedeutung sind, ist ohne weiteres klar, da ein langer Muskelbauch eine größere Exkursionsbreite als ein kurzer zur Folge hat. Die Sehne leistet bei der Kontraktion keine aktive Arbeit; sie ist, wie sich Marey (zitiert von Le Double, '97 S. 477) ausdrückt, »qu'un organe de transmission du travail«. Die ungleiche Wirkung verschieden langer Gastrocnemiusbäuche der Primaten wird in einem spätern Abschnitt behandelt, wo auch die ungleiche Ausbildung des Hebelarmes, auf welchen der Triceps surae wirkt, einer Betrachtung unterzogen ist. Dort werden auch die Beziehungen, welche zwischen

Länge des Muskelbauches und derjenigen des Hebelarmes bestehen, näher ins Auge gefaßt werden. Hier beschränke ich mich darauf, die wechselnde Länge des medialen Gastrocnemiusbauches zu besprechen.

Die Bestimmung des Punktes, wo der Bauch in die Sehne übergeht, kann einige Schwierigkeiten bereiten. Daß hierbei nur die Dorsalseite in Betracht gezogen wird, ergibt sich aus dem Bau des Muskels. Bei den meisten Affen ist die distale Grenze des Muskelbauches eine medio-distalwärts verlaufende Linie. Beim Menschen beschreibt die Grenze einen nach oben offenen Bogen; zuweilen ist diese Form auch bei Affen zu finden (Fig. 11). Es erhebt sich die Frage, ob der distalste Punkt des Muskelbauches als Meßpunkt genommen werden solle? Loth ('11 S. 469) hat dies so vorgeschlagen. Es besteht aber auch die Möglichkeit, das arithmetische Mittel zwischen medialem und lateralem Endpunkte des Bauches zu wählen. Es sind nämlich in der Primatenreihe Fälle bekannt (z. B. Fig. 26), in welchen durch eine steil abfallende Begrenzungslinie das distale Muskelende so tief zu liegen kommt, daß der Muskel bei der Wahl dieses distalen Endes ungleich bewertet werden muß gegenüber einem andern, dessen kräftiger Bauch durch eine fast Wagrechte scharf von der Endsehne abgesetzt ist. Benutzen wir nun den medialen und lateralen Endpunkt dieser Grenzlinie und nehmen aus der Summe ihrer Entfernungen von der Umbiegestelle des Calcaneus in die Plantarfläche das arithmetische Mittel, so erhalten wir ein Maß, das den erwähnten Fällen Rechnung trägt. Nach meinem Dafürhalten wird auf diese Weise das Maß der Muskelbauchlänge genauer getroffen, so daß auch die Leistung des Muskels besser beurteilt werden kann. Beim Menschen und bei denjenigen Affen, deren Grenzlinie durch einen Bogen gebildet wurde, hielt ich mich an das gleiche Verfahren. Nur dann, wenn ich meine Untersuchungen mit denen von Loth '11 verglich, paßte ich mich seiner Methode an. Fig. 36 gibt ein anschauliches Bild über die Befunde, die sich nach Anwendung der beiden Meßverfahren ergaben. Jede der Kurven auf der Figur soll in Prozenten zur Tibialänge den Abstand des für die betreffende Methode gewählten Meßpunktes vom Übergange der Fläche des Calcaneus zur Planta darstellen. Aus der Verschiebung des Abstandes ergeben sich längere oder kürzere Sehnen und Muskelbäuche für die verschiedenen Species. Die auf der Figur verzeichneten Ordinaten ergeben jeweilen ein negatives Bild der Länge des Muskelbauches. Man ersieht aus Fig. 36, daß je nach der Wahl des Meßpunktes die Re-

sultate sich verschieben können, daß besonders diejenigen Muskelbäuche, die distalwärts spitz auslaufen, zu lang gegenüber den andern erscheinen. Es betrifft dies besonders *Ateles*, *Hylobates synd.* und Orang, also Formen, die in der Ausbildung ihres Muskels ohnehin das Bestreben nach Spezialisierung zeigen. Ich sehe in der weiteren Betrachtung zunächst von denjenigen Ergebnissen ab, die sich auf den distalen Endpunkt des Bauches beziehen.

Eine große Kluft trennt die niedern Affen und *Hylobates* von den Anthropomorphen einerseits und *Homo* anderseits. Nehmen wir als ursprüngliche Form den Zustand bei niedern Catarrhinen und bei einigen Platyrrhinen an, so besteht hier ein mäßig langer Muskelbauch, der allerdings eine ziemlich große Variationsbreite unter den verschiedenen Vertretern aufweist. So zeigt *Cebus* (Fig. 10 u. 11) einen wesentlichen Unterschied zwischen *Cebus flavus* mit einem bedeutend längeren und *Cebus apella* mit einem sehr kurzen Bauche, worin sich wohl eine Art von Spezialisierung ausdrückt. *Ateles* hat einen Weg eingeschlagen, der in der Richtung zu den Anthropomorphen führt; dasselbe gilt von *Hylobates*. *H. syndactylus* läßt diese Erscheinung mit seinem verlängerten Muskelbauche ganz deutlich erkennen, während *H. leuciscus* nach dem Typus niederer Catarrhinen einen mäßig langen Bauch besitzt (Fig. 21—24). *Lemur* und *Hapale* zeigen einheitlich denselben ursprünglichen Charakter, wie er bei niedern Catarrhinen die Regel ist. *Galago* und *Nycticebus* scheinen durch Verkürzung des Muskelbauches abseits zu stehen. In derselben Richtung und in noch ausgesprochenerer Weise bewegt sich die Ausbildung des menschlichen Gastrocnemius: er ist trotz bedeutender Variationsbreite in allen Fällen verhältnismäßig kurz. Die Variationsbreite ist besonders rechtsseitig groß; sie bewegt sich innerhalb der Ausdehnung von 20 % der Tibialänge. Links sind die Unterschiede in der Muskelbauchlänge weniger groß; die Differenz zwischen den extremsten Fällen beträgt nur 11 %. In durchaus verschiedener Richtung erfolgte die Spezialisierung bei den Anthropoiden: *Hylobates* stellt einen Übergang zu den Anthropomorphen dar, bei denen der Muskel in der extremsten Weise auf Kosten der Endsehne sich distalwärts ausgedehnt hat.

Diese Schwankungen der Muskelbauchlänge innerhalb der Primatenreihe sind die natürliche Folge der Anpassung an die verschiedenen Funktionen bei den einzelnen Species und sollen später denjenigen des Gastrocnemius lateralis gegenübergestellt werden. Die Ergebnisse der Untersuchungen, in Verbindung mit den Ver-

schiedenheiten der Struktur und der Mächtigkeitsausbildung des Muskels, finden im Abschnitt über »Muskelleistung und Hebelarme« gebührende Verwendung.

III. M. gastrocnemius lateralis.

1. Ursprung.

a) Prosimier:

Nycticebus: Der laterale Gastrocnemius entspringt bei allen Tieren etwas tiefer als der mediale, immerhin in bedeutender Höhe, ohne Sesambein, von der Facies post. femoris. Die medio-ventrale Ursprungshälfte wird vom M. plantaris eingenommen, der in den meisten Fällen (75 %) direkt distal vom Ursprunge frei wird und nur in 25 % noch eine kurze Strecke weit mit jenem verwachsen bleibt. Unmittelbar distal vom Ursprunge gleitet der Muskel frei über den Condylus lat. fem. und den auf diesem mit einem Sesambein entspringenden M. popliteus hinweg.

Bei *Galago* entspringt der Muskel einmal in gleicher Höhe, das anderemal etwas tiefer als das Caput mediale an der Kapsel des Condylus med. mit eingelagertem Sesambein. Gemeinsam mit ihm geht von der Kapsel an seiner medio-ventralen Seite der M. plantaris aus, der aber unmittelbar unter dem Ursprung frei wird.

Lemur: Der laterale Kopf entspringt, mit einem Sesambein in der Ursprungssehne und verwachsen mit dem M. plantaris, an der Kapsel des Condylus lat. fem. und der Rückfläche des Femur. Nur in zwei Fällen, bei *L. rufus* und *L. macaco*, reicht das Caput laterale etwas höher als das mediale hinauf, welches in der Regel den höhern Ursprung hat. Bei *L. catta* ist der Ursprung ein sehr niedriger.

Bei allen drei Species ist der Ursprung ein rein dorsaler; er liegt bei *Nycticebus tardigradus* nur an der Facies post. femoris, bei *Galago* und den Lemuriden an der Kapsel des Condylus femoris und der Rückfläche des Femur. *Galago* zeigt den tiefsten, *Nycticebus* den höchsten Ursprung, entsprechend den Verhältnissen am Caput mediale. *L. catta* läßt hier wie dort eine Annäherung an *Galago* durch seinen tiefen Ursprung erkennen. Mit Ausnahme eines *Galago* und zweier Lemuren liegt der laterale Ursprung etwas tiefer als der mediale. Eng verbunden mit dem Gastrocnemius-Ursprung ist derjenige des M. plantaris.

b) Platyrrhinen.

Hapale: Der Ursprungsort ist die den Condylus lat. fem. umschließende Kapsel. Ein Sesambein liegt in der Ursprungssehne. Der laterale Kopf entspringt etwas höher als der mediale an der Rückfläche des Femur; er greift bei einigen Formen auch etwas lateral auf den Epicondylus lat. fem. über. Die letzten beiden Ursprungspartien sind in direkter Beziehung mit dem Femur. Mit dem Plantaris liegt eine enge Verwachsung vor.

Das Caput laterale reicht bei den Cebinae etwas höher als das mediale hinauf und entspringt rein dorsal: 1. mit eingeschlossenem Sesambein von der Kapsel des Condylus lat., verwachsen mit dem M. plantaris und 2. von der Rückfläche des Femur. Nur bei einem *C. flavus*, dessen Gastrocnemii besonders stark entwickelt sind, griff der Ursprung bedeutend auf den Epicondylus later. über.

Ateles ater: Der Ursprung liegt mit eingeschlossenem Sesambein an der Rückfläche des Femur und der Kapsel des Condylus lat. fem., greift bei einem Exemplar etwas lateralwärts auf den Epicondylus und bei einem andern beträchtlich proximalwärts auf die Rückfläche des Femur über, zugleich eine leichte Verwachsung mit dem M. biceps fem. eingehend.

Die drei Vertreter der Platyrrhinen zeigen nur geringe Differenzen in der Ausdehnung des Ursprungsgebietes. Wie das Caput mediale weist auch das C. laterale bei *Hapale* den tiefsten Ursprung auf, welcher fast ausschließlich an der Kapsel sich befindet. Bei *Cebus* und besonders bei *Ateles* tritt die Ursprungssehne außerdem in direkte Beziehung zur Rückfläche des Femur. *Cebus* zeigt einen rein dorsalen Ursprung des Muskels, welcher bei *Hapale* und *Ateles* etwas lateralwärts ausgreift. Bemerkenswert ist, daß der laterale Ursprung bei *Hapale* und *Cebus* etwas höher als der mediale ist. Bei beiden entspringt der Plantaris gemeinsam mit dem lateralen Kopfe; bei *Ateles* fehlt ein solcher.

c) Niedere Catarrhinen.

Bei *Papio* ist der Ursprung mit dem M. plantaris innig verbunden, schließt ein Sesambein in seine Sehne ein, liegt an der Kapsel des Condylus lat. fem. und an der Rückfläche des Femur oberhalb des letztern. Eine Ausdehnung auf den Epicondylus lat. macht sich bei allen Formen in geringem Maße geltend.

Macacus cynomolgus. Der Ursprung ist fast ganz auf das den

Condylus lat. fem. überspannende Kapselstück beschränkt; es greift mit wenigen Muskelbündeln auf die Facies post. femoris direkt oberhalb des Condylus hinauf und mit unbedeutenden Sehnenzügen lateralwärts auf den Epicondylus. Auch hier artikuliert das von der Sehne eingeschlossene Sesambein mit dem Condylus. Die medio-ventrale Ursprungspartie gehört dem Plantaris an.

Cercocebus collaris zeigt einen ziemlich tiefen Ursprung, welcher in der Hauptsache auf die Kapsel des Condylus lat. beschränkt ist. Einige Muskelbündel und Sehnenzüge greifen etwas höher auf die Rückfläche des Femur oder auf den Epicondylus later. über. Der medio-ventrale Ursprungsteil gehört dem M. plantaris an, der gemeinsam mit dem lateralen Kopfe ein Sesambein einschließt.

Cercopithecus. Der Muskel, mit einem Sesambein ausgestattet und verwachsen mit dem M. plantaris, entspringt von dem den Condylus überziehenden Kapselstück und vom Epicondylus lateralis fem. Unbedeutende Anheftungen finden sich an der Rückfläche des Femur über dem Condylus.

Semnopithecus. Gleich dem Caput mediale weist der lat. Kopf einen sehr tiefen Ursprung auf, der sich auf die Kapsel des Kniegelenks am Condylus lat. fem. beschränkt. Der medio-ventrale Ursprungsteil gehört fast ganz dem Plantaris an, der, verwachsen mit ihm, ein Sesambein einschließen hilft. Ein Übergreifen auf den Epicondylus macht sich nur in geringem Maße bemerkbar.

Bei den niedern Catarrhinen entspringt der laterale Kopf tiefer als der mediale (*Papio*, *Cercocebus*, *Semnopithecus*) oder in gleicher Höhe (*Macacus*, *Cercopithecus*), aber niemals höher. Er beschränkt sich in seiner Anheftung fast ausschließlich auf die Gegend des Condylus lat. fem., greift nur wenig auf den Epicondylus und unbedeutend auf die Rückfläche des Femur über, ist also bei allen Formen im ganzen ziemlich gleichartig. Der Ursprung ist immer mit demjenigen des M. plantaris verwachsen.

d) Anthropoide.

Aus den gleichen Gründen wie beim medialen Gastrocnemius unterlasse ich es, Literaturangaben über die Ursprungsverhältnisse des lateralen Kopfes anzuführen. Für die Anthropoiden verweise ich auf die S. 34 zitierten Autoren. Sie beschreiben das Ursprungsgebiet bei den verschiedenen Anthropoiden in einer von meinen Befunden nicht abweichenden Weise.

Hylobatiden. Der laterale Gastrocnemius entspringt etwas

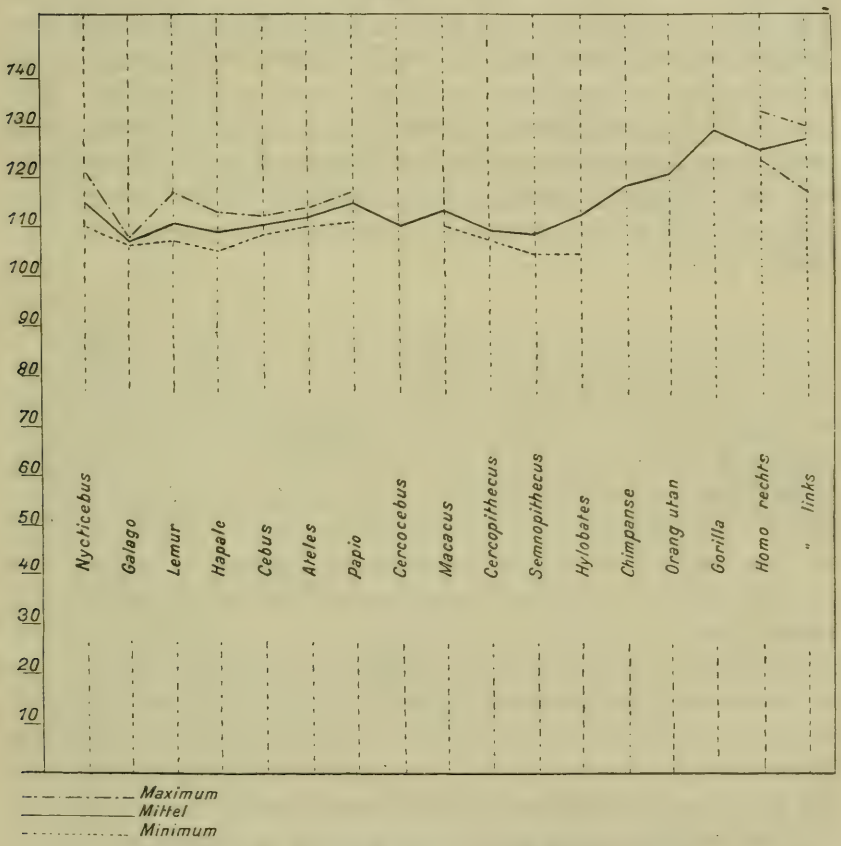
weniger hoch am Femur als der mediale Kopf, greift aber stark lateralwärts auf den Epicondylus über. Kräftige Sehnenzüge befestigen sich bei einem *H. syndactylus* und einem *H. leuciscus* an der Kapsel hinter dem Condylus, besonders da, wo das Lig. cruciatum post. mit der Kapsel in Beziehung tritt. Bei einem andern *H. syndactylus* greifen mächtige Muskelbündel auf das Planum popliteum über, gehören aber eigentlich dem M. plantaris an, der gemeinsamen Ursprung mit ihm hat und in ähnlicher Form wie beim Menschen einen Teil des Gastrocnemius-Ursprungs einnimmt. *H. syndactylus* zeichnet sich vor allem durch einen verhältnismäßig hohen Ursprung aus, *H. leuciscus* durch ein bedeutendes Ausgreifen desselben auf den Epicondylus lateralis. Wie schon erwähnt, traf ich bei einem *H. syndactylus* einen sehr menschenähnlichen Plantaris an, der innig mit dem Ursprung des Gastrocnemius lat. verbunden ist. Bei einem *H. leuciscus* war ebenfalls ein Plantaris vorhanden, aber ähnlich wie bei den niedern Catarrhinen. Da in der Literatur von keinem Plantaris bei *Hylobates* die Rede ist, so werde ich in einem spätern Abschnitte (Beziehungen des Gastrocn. zum Plantaris) Näheres über diese Fälle auszuführen haben. Überall fehlte ein Sesambein.

Schimpanse. Der laterale Kopf entspringt am Epicondylus lat. und an der Rückfläche des Femur unmittelbar oberhalb des Condylus, ferner mit einem distalen Abschnitte an der Gelenkkapsel des dorso-lateralen Teils des Condylus. Die medio-ventrale Ursprungsportion wird vom M. plantaris eingenommen. Hepburn '92, S. 337 vermißt beim Schimpansen einen Plantaris; doch zeigt der lat. Gastrocnemius eine ähnliche Bildung, wie ich sie beim Orang gefunden habe, d. i. eine Verwachsung mit dem accessorischen Ursprungsteil des M. flex. hallucis longus, der vom Femur kommt.

Bei Orang utan nimmt der Ursprung eine beträchtliche Ausdehnung an: er umfaßt den Epicondylus lat. fem., im Anschluß an ihn denjenigen Teil der Kapsel, welcher sich über die proximale Hälfte des Condylus spannt, und ferner mit wenigen Muskelbündeln noch die Rückfläche des Femur, direkt über dem Condylus. Die Ventralfläche ist zum größten Teil innig verwachsen mit dem M. flexor fibularis (s. M. flex. hall. long.), der mit dem Gastrocnemius lateralis zum Teil gemeinsamen Ursprung am Femur hat. Dieser accessorische Ursprungsteil beansprucht gerade diejenige Stelle, welche bei andern Formen der M. plantaris einnimmt. Eine Sehnenbildung am Rande dieser platten Muskelmasse läßt eine äußere

Ähnlichkeit mit einem Plantaris erkennen. Es ist auch möglich, daß es sich um einen solchen handle, der durch eine außergewöhnliche Insertion (abnormale Insertionen sind bei *Homo* häufig) eine Verschmelzung von Flexor perforans und Flexor perforatus darstellt. Glaesmer ('10, S. 245) führt einen ähnlichen Fall von *Bradypus tridactylus* an, Hepburn '92, wie oben erwähnt, von einem Schim-

Fig. 37.



Totale Länge des lateralen Gastrocnemius in % zur Tibia-Länge.

panse, der ebenfalls eines Plantaris entbehrt. Nach Fick ('95, S. 41) soll dieses fragliche Bündel nur eine schmächtige Sehne darstellen. Wie bei Schimpanse, so fehlt auch bei Orang ein Sesambein.

Gorilla. Der lat. Gastrocnemiuskopf hat einen breiten, sehnigen Ursprung am Epicondylus later. fem. und oberhalb desselben am

Femur. Der medio-distale Teil heftet sich mit starken Sehnenzügen an der Kapsel fest, wo sie die dorso-laterale Condylusfläche überzieht. Weder ein Sesambein noch ein Plantaris sind vorhanden.

Der Ursprung des Gastrocnemius later. der Anthropoiden verhält sich ziemlich einheitlich. Als laterale Ursprungsfläche kommt der Epicondylus lateralis in Betracht. An ihn schließen sich proximalwärts kleine Flächen des Femur, bedeutendere an der Kapsel des Condylus an. Letztere können sich distalwärts weiter ausdehnen (bei einigen Hylobatiden) oder auf den dorso-lateralen Teil der Condyluskapsel sich beschränken. Die proximale Ausdehnung ist bei allen Formen bedeutend geringfügiger als am medialen Kopf, zeigt auch keine so erheblichen Schwankungen. Gorilla nimmt durch einen hohen Ursprung eine Sonderstellung ein (Fig. 37). Ein Sesambein war nirgends zu finden. Schimpanse allein wies einen Plantaris auf. Eine Verwachsung mit Nachbarmuskeln zeigte sich bei Orang.

e) Homo.

Die Ausführungen Schomburgs ('00, S. 47) haben klargelegt, daß der lat. Gastrocnemius in frühesten Stadien der Ontogenie in der Gegend des Epicondylus lat. fem. entspringt. Durch die Untersuchungen von Humphry, Hoffmann, Testut, Fürbringer ist erwiesen, daß bei niederen Wirbeltieren derjenige Teil der oberflächlichen Muskelschichte der Hinterfläche des Unterschenkels, welcher ein Homologon des lateralen Gastrocnemius darstellt, konstanter und früher auftritt als der tibiale, welcher ein Abkömmling des fibularen Muskels ist. Durch die Untersuchungen in der Primatenreihe hat sich fernerhin ergeben, daß der mediale Ursprung viel variabler als der laterale ist, was ebenfalls zugunsten eines sekundären Ursprungs für den Gastrocnemius medialis und eines ursprünglichen für den Gastrocnemius lateralis spricht. Demgegenüber besteht die Annahme von E. Glaesmer, daß der laterale Gastrocnemius als ein Abkömmling des medialen zuerst auf der Fibula sich festgeheftet habe und von hier zum Femur heraufgestiegen sei. Die Autorin schreibt ihm keine ursprüngliche Bedeutung zu. Ich glaube jedoch, es seien der Gründe genug, welche die Kenntnis der Ontogenie und Phylogenie uns bietet, die es deutlich erkennen lassen, daß der Gastrocnemius lateralis seinen Ursprung auf altererbtem Boden nimmt, wenn er vom Condylus oder Epicondylus lat. fem. entspringt.

Der laterale Gastrocnemius greift auch beim Menschen etwas

weniger hoch hinauf als der mediale. Dabei befestigt er sich, was auch für die Anthropoiden charakteristisch ist, mehr an der Seitenfläche des Femur oder des Condylus lateralis. Dieser Befund stimmt nicht mit dem von Langer '79, S. 188, angegebenen überein, der einen Ursprung auf der medialen Condylusfläche annimmt gegenüber dem seitlichen bei den Anthropoiden. Die von Poirier '86 und Bellini '92 beschriebene Grube, die allerdings recht flach ist, fand ich ebenfalls bei einer Reihe von Femora, und zwar unmittelbar hinter dem Epicondylus lat., im proximalen Teile der lateralen Condylusfläche. Von dieser Grube und von der sich hier festsetzenden Gelenkkapsel entspringt der Hauptteil des lateralen Gastrocnemius mit sehr starker Sehne. An ihn schließen sich meistens weitere sehnige Ursprungsbündel vom Epicondylus later. an. Zuweilen greift der Ursprung etwas auf die Dorsalfläche des Condylus über, wo er mehr oder weniger innig mit dem M. plantaris verwachsen ist. Dieser schließt unmittelbar an den Gastrocnemius lat. an und befestigt sich an der Kapsel.

Meistens reicht der Gastrocnemius-Ursprung kaum über den Condylus hinauf, erreicht nur in wenigen Fällen die Facies lateralis oder Facies dorso-later. femoris und bedeckt bei einigen Individuen sogar nur die untere Hälfte des Condylus, wobei er aber stark auf den Epicondylus übergreift. Die starke seitliche Ausdehnung des Ursprungs hat zur Folge, daß eine Verschmelzung mit der Insertionssehne des Vastus lateralis zuweilen zustande kommt.

An einer Varietät der anatom. Sammlung in Zürich entspringt der Gastrocnemius lat. z. T. noch vom Lig. popliteum arcuatum.

Nach der Ansicht von Poirier '86 können die verschiedenen Ursprungspartien des lateralen Kopfes aus drei Hauptteilen zusammengesetzt dargestellt werden; ich möchte sie auf zwei Ursprungsgebiete beschränken: auf

a) die lat. Ursprungspartie am Epicondylus lat. und

b) den medial sich anschließenden stärkeren Teil, der von der Kapsel des Condylus und der über ihm gelegenen Grube, also am Übergang der lateralen in die dorsale Condylusfläche seinen Ursprung nimmt. Der nach Poirier '86 als medial bezeichnete Ursprungsteil ist nach meiner Ansicht vom Ursprung des Plantaris verdrängt. Ich habe wenigstens nie gesehen, daß der laterale Gastrocnemius am medialen Teile des Condylus oder über ihm am Planum popliteum sich befestigte.

In 90% steht der Ursprung des lateralen Kopfes in verschieden enger Beziehung mit demjenigen des Plantaris.

Das Vorkommen einer Favella in der Ursprungssehne des Gastrocnemius lat. soll in einer eigenen Ausführung besprochen werden. Hier möchte ich nur anführen, daß ich sie in 12,7% der Fälle gefunden habe. Das kleine Knochenstück ist wohl zu unterscheiden von einer verhärteten Partie desjenigen Kapselstückes, das auf dem Condylus ruht und öfters angetroffen wird.

Zusammenfassung über den Ursprung des lateralen Gastrocnemius in der Primatenreihe:

Der Ursprung des lateralen Kopfes ist durchweg konstanter als der des medialen. Der Hauptteil des Muskels entspringt an der Kapsel des Condylus lat. femoris. Bei niedern Affen und einigen Hylobatiden befestigt sich der Muskel am Kapselstück, welches den ganzen Condylus überzieht, beim Menschen und bei den Anthropomorphen in der Regel nur am dorso-lateralen Teil, beim Menschen außerdem an der im proximalen Teil der lat. Condylusfläche befindlichen Grube. Bei den Affen ist ein Übergreifen auf den Epicondylus nicht selten, beim Menschen und bei allen Anthropoiden die Regel. Die Prosimier und *Cebus* unter den Platyrrhinen zeigen einen rein dorsalen Ursprung. Über die proximale Ausdehnung desselben gibt Fig. 37 eine Übersicht. Eine geringe Anheftung oberhalb des Condylus macht sich beim Menschen, bei den niedern Affen und den Anthropoiden geltend; bei den letztern beschränkt sie sich auf die Gegend über dem Condylus, beim ersteren neigt sie zum Übergreifen auf die laterale Seite des Femur.

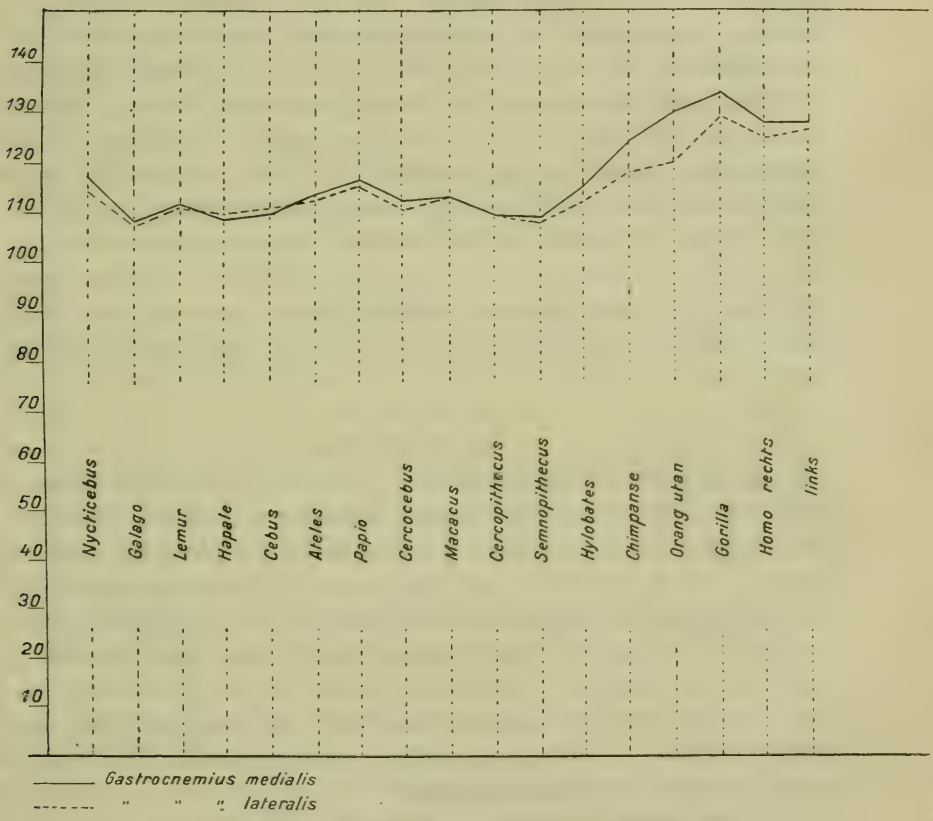
Der Ursprung des lateralen Kopfes reicht weniger hoch hinauf als der des medialen. *Hapale* und *Cebus* machen hiervon eine Ausnahme. Bei *Ateles*, *Hapale*, niedern Catarrhinen, *Hylobates* und besonders stark beim Menschen und bei den Anthromorphen greift der Ursprung seitlich bedeutend aus. *Nycticebus tardigradus* weicht auch hierin von den übrigen Primaten ab. Nur in 25% der Fälle steht der Gastrocnemius lateralis mit der Kapsel in Beziehung; in 75% heftet er sich ausschließlich an der Rückfläche des Femur fest.

Eine Verwachsung der Ursprungssehne mit andern Muskeln ist verhältnismäßig selten. Bei *Homo* ist sie einmal mit der Insertionssehne des M. vastus lat., bei einem *Ateles* mit derjenigen des M. biceps femoris, bei Orang mit einem am Femur entspringenden Kopf des M. flexor fibularis (?) wahrgenommen worden.

Fig. 28 u. 37 geben ein Bild von der proximalen Ausdehnung

der Ursprungsgebiete des medialen und des lateralen Gastrocnemius. Fig. 38 soll zeigen, wie sich dieselben zueinander verhalten. Ich habe bei jeder Species die durchschnittliche totale Länge beider Muskeln einander gegenübergestellt. Man sieht aus dem Verlauf der Kurve, daß der mediale Gastrocnemius bei den Anthropoiden und dem Menschen im Verhältnis zum lateralen be-

Fig. 38.



Totale Länge beider Gastrocnemii in % zur Tibia-Länge.

deutend länger ist als bei den niedern Affen. Dies könnte auf zwei Ursachen beruhen: 1. auf einer proximalwärts erfolgenden Ausdehnung des medialen Ursprungsgebietes, oder 2. auf einer tiefern Anheftung des lateralen Kopfes. Tatsächlich hat der erste Faktor Geltung. Der Ursprung des Gastrocnemius med. hat sich bei den Anthropoiden und dem Menschen (s. S. 45) proximalwärts verschoben, während der Muskel bei den niedern Affen bei seiner Ver-

lagerung von der fibularen Seite aus auf gleicher Höhe geblieben ist, zuweilen sogar die Tendenz zu medio-distaler Verschiebung zeigt. Letztere führt zu dem Zustand, welchen wir bei den meisten Platyrrhinen antreffen, wo der mediale Kopf sich tiefer unten ansetzt und z. T. auf die Tibia übergreift, indessen der Ursprung des lateralen Muskels mehr auf gleicher Höhe verharrt. Was die zweite Frage anbelangt, ob eine tiefer gelegene Anheftung des lateralen Kopfes bei den Anthropomorphen und dem Menschen vorliege, so ist sie zu verneinen. Das Gegenteil ist der Fall (S. 68). Der Muskel entspringt bei ihnen in der Regel von der proximalen Condylushälfte, bei den niedern Affen in dessen ganzer Ausdehnung; er steigt also in der Reihe der Anthropomorphen auch proximalwärts, allerdings nicht so stark wie der mediale Kopf. Da die ziemlich große Differenz zwischen medialem und lateralem Ursprungsgebiet bei den höhern Affen vorhanden ist, so muß die in medio-proximaler Richtung erfolgte Wanderung des innern Kopfes für die größere Länge des medialen Gastrocnemius ausschlaggebend gewesen sein. Daß *Nycticebus* in diesem Merkmal sich den höhern Affen nähert, ist bemerkenswert.

2. Sesambein.

Bei niedern Säugetieren kommt im lateralen Gastrocnemiuskopf ein Sesambein häufiger vor als im medialen. Fälle von Sesambeinen nur im medialen Kopfe sind in der Literatur nicht erwähnt. Tab. 8 mag über das Vorkommen eines solchen orientieren. Bei Marsupialiern, Nagetieren und Carnivoren ist es regelmäßig vorhanden. Die Angaben der Autoren decken sich hier vollständig, während sie über das Vorkommen des medialen Sesambeines verschieden lauten. Das laterale Sesambein ist nicht nur bei einer größeren Zahl von Species anzutreffen, sondern ist auch bei den einzelnen derselben viel konstanter.

In der Primatenreihe sind die Befunde folgende:

1. Prosimier. *Nycticebus* entbehrt jeder Spur eines Sesambeines im lateralen, sowie im medialen Gastrocnemius; *Loris* (*Stenops*) soll sich nach Gruber '76 ebenso verhalten. *Galago* hat ein relativ großes, kugeliges Sesambein. Bei den Lemuriden ist es entsprechend dem medialen stark abgeflacht.

2. Platyrrhine. *Cebus* weist ein großes, kugeliges Sesambein auf. Die Hapaliden besitzen zuweilen ein schwaches, von unregelmäßiger Form, zuweilen aber ein ziemlich großes, wohlausgebildetes.

Ateles enthält im lateralen Kopfe ein bedeutend kleineres Sesambein als im medialen.

3. Bei den niedern Catarrhinen ist das laterale Sesambein von ähnlicher Form wie das mediale, durchschnittlich aber ein wenig stärker. *Papio* und *Cercopithecus* besitzen ein kugeliges, ziemlich großes, *Cercocebus*, *Semnopithecus* und *Macacus* ein Sesambein mit stark abgeflachter Gleitfläche. Es ist bei *Macacus* ziemlich klein.

Bei den niedern Affen, mit Ausnahme der Lorisinae, ist also das Vorkommen eines wohlausgebildeten Sesambeines im lateralen Kopfe die Regel. In der Form ist es meist dem medialen Knochen ähnlich; die Größe variiert. So ist das mediale Sesambein bei den Prosimiern dem lateralen ungefähr gleich, ebenso verhält es sich bei den Hapaliden. *Ateles* allein zeigt eine bedeutend schwächere Ausbildung des lateralen Sesambeines gegenüber dem medialen, während bei *Cebus* und den niedern Catarrhinen das laterale durchweg etwas stärker entwickelt ist.

4. Bei den Anthropoiden fand ich nirgends ein Sesambein. Die Hylobatiden verhielten sich durchaus wie die Anthropomorphen. Dieser negative Befund stimmt mit demjenigen von Champneys '72, Kohlbrügge '90, Kohlbrugge '97, Leche '98 überein. Doch zitiert Kohlbrugge '97 einen Fall Champneys' bei einem Schimpansen, welcher ein laterales Sesambein besessen hat. Die Möglichkeit, daß ein solches bei den Anthropoiden vorkomme, ist also nicht ausgegeschlossen; dieser Umstand deutet darauf hin, daß es früher entwickelt gewesen ist.

5. Bei *Homo* fand ich das laterale Sesambein, welches auch Fabella (Fürst '03, S. 119) oder Favella (Gegenbaur, Ruge '08, I, S. 108) genannt wird, in 12,5% bei einem Material von 120 Extremitäten. Es lag in der Regel in der Gelenkkapsel an der Grenze zwischen Gastrocnemius und Plantaris eingeschlossen, so daß beide Muskelursprünge mit ihm in Verbindung standen. Nur in einem Fall war es weiter lateral gerückt und allein mit dem Gastrocnemius in Beziehung. Es ist stets oval, wenig breiter (7—8 mm) als hoch (6—7 mm), etwa 5—6 mm dick mit einer mehr oder weniger deutlichen grubenartigen Facette, welche der dorso-lateralen Condylusfläche fest aufliegt. Die Längsachse ist stets quer zum Muskelverlauf gestellt. Die Lage ist durchaus verschieden von derjenigen bei den Affen, bei welchen das Sesambein auf der Dorsalfläche des Condylus gleitet. Bei *Homo* liegt es indessen stets am lateralen Rande desselben, so daß eine Rollung wie bei den Affen ausge-

schlossen ist; es ist nur eine Druckwirkung möglich. Auch die Möglichkeit einer Verschiebung, wie sie PORTAL 1804, S. 476, schildert, ist nicht anzunehmen. Was sein Vorkommen anbelangt, so tritt es unabhängig vom Plantaris auf. Bei zwei männlichen Individuen fand ich linksseitig ein wohlentwickeltes Sesambein, indessen die Plantares fehlten. Rechts waren letztere vorhanden, bei einem bestand auch rechts ein Sesambein, während es beim andern fehlte. Wenn ein Plantaris fehlt, so ist die Favella ganz in die Gastrocnemiussehne eingeschlossen. Ihr Auftreten hängt auch nicht von der Muskelstärke ab. Individuen mit kräftigen oder schwachen Muskeln können ein solches aufweisen. In der älteren Literatur findet man die Behauptung, daß es vorzugsweise alten Leuten eigen sei. Demgegenüber ist zu bemerken, daß es gar nicht selten bei jungen Leuten zu finden ist, was GRUBER '76, S. 22 bereits zeigte. Tab. 10 gibt ein Bild vom Vorkommen in den verschiedenen Altersstufen. Es

Tabelle 10.

Autor	unter 30 J.	31—40 J.	41—50 J.	51—60 J.	61—70 J.	über 70 J.
PFITZNER '92	1	4	3	4	6	1
FREY	3	—	4	1	5	2

könnte hiernach den Anschein erwecken, als ob in höhern Jahren ein Sesambein öfter aufträte. Das ist aber nur scheinbar der Fall, da die größte Zahl der untersuchten Individuen über 50 Jahre ist. Dies gilt für das Material von PFITZNER und für das meinige.

In den meisten Fällen war das Sesambein beidseitig vorhanden, wenn aber einseitig, dann etwas häufiger rechts, was mit den Angaben von GRUBER übereinstimmt. Tab. 11 stellt in übersichtlicher Weise

Tabelle 11.

Autor	Extremitäten-Zahl	Vorkom. absolut	das Sesamb. in %	beidseitig	nur rechts	nur links	rechts links unbest.	links rechts unbest.
GRUBER '75, S. 25	940	165	17,5	69mal=138S	18	9	—	—
OST '77, S. 309	30	5	16,6					
PFITZNER '92, S. 613—683	385	30	7,8	11 - =22S	2	3	2	1
- S. 580	278	26	9,3					
FREY	120	15	12,5	5 - =10S	3	1	—	1

das ein- oder beidseitige Vorkommen desselben dar. Wir sehen ferner aus der Tabelle, daß rassiale Differenzen bestehen, indem zwischen den Elsässern von PFITZNER (wenig untermischt mit Lothringern und Badensern) und den Russen von GRUBER ein bedeutender Unterschied konstatiert werden kann. Jene zeigen ein Vorkommen von 7,8%, diese von 17,5%. Zwischen beiden stehen meine Ergebnisse an Zürchern (Kanton), welche ein Sesambein in 12,5% aufweisen. Einen auffallend hohen Prozentsatz gibt RAUBER-KOPSCH '06, S. 685 an, nämlich 21% Woher das Material stammt, ist mir nicht bekannt.

Tabelle 12.

Autor	Rasse	♂			♀			überhaupt		
		Extrem.-Zahl	Zahl der Sesamb.	Vorkom. in %	Extrem.-Zahl	Zahl der Sesamb.	Vorkom. in %	Extrem.-Zahl	Zahl der Sesamb.	Vorkom. in %
GRUBER '75	Russen	840	143	17	100	22	22	940	165	17,5
OST '77	?	20	2	10	10	3	30	30	5	16,6
PFITZNER '92	Elsässer	247	25	10	118	5	4	365	30	8,2
FREY	Kt. Zürich	80	14	17	33	1	3	113	15	13

Neben diesen Unterschieden bestehen auch bedeutende sexuelle Differenzen. Tab. 12 führt uns die Befunde übersichtlich vor. Zur Berechnung sind hier nur diejenigen Fälle gelangt, deren Geschlecht bestimmt war; darin liegt die Ursache einer geringen Verschiebung der Häufigkeitsziffer für die Untersuchungen von PFITZNER und mir in Tab. 11 u. 12. Für das männliche Geschlecht scheint durchweg eine größere Übereinstimmung bei den verschiedenen Rassen zu herrschen: bei den Russen und Zürchern tritt das Sesambein in gleicher Häufigkeit auf, bei PFITZNERS Elsässern ein wenig häufiger. Zürcher und Elsässer stimmen aber in einem bedeutenden Überwiegen desselben beim männlichen Geschlecht überein, während Russen und das Material von OST, dessen Herkunft mir leider unbekannt ist, den Knochen beim weiblichen Geschlecht in größerer Zahl aufweisen. An der sprunghaften Abweichung bei OST mag die geringe Zahl der untersuchten Fälle mitbeteiligt sein. Auffallend ist, wie Elsässerinnen und Zürcherinnen mit einem seltenen Auftreten des Sesambeins sich einander nähern. Auch HYRTL 1838, S. 31 fand das Sesambein häufiger bei Männern als bei Frauen.

Daß wir es mit einem Rassenmerkmal zu tun haben, wird durch das häufige Vorkommen einer Favella bei den Negern (CHUD-

ZINSKI '94) bestätigt. Daß es jedoch dort immer anzutreffen sei (S. 487), scheint mir zweifelhaft zu sein. TURNER '79, '80 und '97 erwähnte z. B. bei seinen Untersuchungen an Negern nichts davon. Ebenso fand BRYCE '97 nur linksseitig ein solches. Um noch einzufügen, was an Rassenuntersuchungen zu erhalten mir möglich war, so sei erwähnt, daß TESTUT '84, S. 305 bei einem Buschmann keine Favella vorfand, FORSTER '04 bei einem Papua-Neugeborenen eine solche nur rechtsseitig. Letztere Tatsache würde zugleich eine mehrfach geäußerte Meinung widerlegen (GRUBER '75, S. 24), wonach bei Kindern in den ersten Lebensjahren kein Sesambein auftritt.

PFITZNER bringt das Vorkommen der Sesambeine beim Menschen zu einigen anthropologischen Merkmalen, wie Körpergröße, Längenbreitenindex u. a. in Beziehung. Ich werde, um Wiederholungen zu vermeiden, im Kapitel, das den anthropologischen Ergebnissen speziell gewidmet ist, seine Resultate kurz zusammenfassen.

Nachdem wir über die Ausbildung der Sesambeine beider Gastrocnemiusköpfe in der Primatenreihe orientiert sind, möchte ich auf der Tab. 9 S. 51 einen Überblick über das Vorkommen derselben bei den von mir untersuchten Species geben, dann zu den Fragen über Herkommen und Wesen dieser Knochenstücke mich wenden. Ziehen wir die Verhältnisse bei niedern Säugern in Betracht (Tab. 8), so zeigt sich überall darin eine Übereinstimmung, daß das laterale Sesambein häufiger als das mediale ist. Eine Ausnahme hiervon macht *Hylobates*; bei ihm ist das mediale mehr oder weniger gut entwickelt, während das laterale immer fehlt. Man möchte geneigt sein, *Hylobates* zwischen *Nycticebus* und *Ateles* in eine besondere Entwicklungsreihe zu stellen: *Ateles* zeigt ein wohlausgebildetes laterales Sesambein, das aber bedeutend kleiner ist als das mediale. Bei *Hylobates* ist das laterale völlig verschwunden, und das mediale kommt in Abortivformen vor. *Nycticebus* entbehrt beider Sesambeine. Sämtliche übrigen Formen bewegen sich hingegen in der bei den niedern Säugetieren angedeuteten Weise: das mediale Sesambein tritt an Mächtigkeit und Häufigkeit hinter das laterale zurück und legt bei *Homo* durch ein seltenes Vorkommen Zeugnis seines früheren Daseins ab. Die Favella wird beim Menschen noch verhältnismäßig häufig gefunden, bei niedern Rassen häufiger als bei höhern. Diese Tatsachen geben für die vielumstrittene Frage nach dem Wesen der Sesambeine nicht zu unterschätzende Fingerzeige.

Über das Wesen des Sesambeines schrieb SÖMMERING 1791:

»Sehnen verknöchern sehr selten. Sesambeine sind keine Verknöcherungen einer Sehne, sondern ächte, aus einem Knorpel entstehende Knochen.« Henle '72 S. 309 beantwortet die Frage dahin: »es sind pathologische Verknöcherungen, wie sie auch sonst in Muskeln vorkommen, die einer bedeutenden Reibung ausgesetzt sind.« Gillette 1872 glaubt ebenfalls, daß die Entwicklung des lateralen Sesambeines abhängig sei von der physiologischen Reizung. Er rechnet es zu den intratendinösen Sesambeinen, obschon es mehr in der Gelenkkapsel liege als in der Ursprungssehne und deshalb den periarticulären Sesambeinen sehr nahe komme. Letztere rechnet er zu den echten Skeletstücken, die knorpelig präformiert sind und enchondral ossifizieren. Die intratendinösen, wie die Favella, waren nach Gillette »infolge Reibung in Faserknorpel umgewandelte Sehnenpartien, die eventuell verknöchern können«. Gruber '75 bemerkt, daß alle beim Menschen und bei Säugetieren vorkommenden Sesambeine hyalin-knorpelig präformierte Gebilde sind, welche enchondral verknöchern. Er weist alle andern Erklärungen entschieden zurück. Pfitzner '92 S. 524 stellt den Satz auf: »Sesambeine sind solche Knochen, die wir in keine andere anerkannte Kategorie von Skelettstücken unterbringen können.« Er erwähnt die sog. Abgliederungstheorie (S. 546), wonach die Sesambeine sekundäre Abzweigungen der primären Skeletanlage seien; er verwirft sie jedoch vollständig, so anziehend sie auch auf den ersten Blick scheinen möchte, »da weder in der Entwicklungsgeschichte, noch in den Varietäten Spuren dieses Vorganges auftreten; im Gegenteil zeigen die Embryonalstadien noch einen weniger innigen Verband«. Pfitzner stellt eine Hypothese auf, nach welcher er die periarticulären Sesambeine, zu diesen zählt er auch diejenigen des Kniegelenks (S. 528), zur Flossentheorie (S. 538) in Beziehung bringt. Er denkt sich, daß diese Sesambeine mit den übrigen Skeletstücken in einer Ebene gelegen hätten, und durch irgendeine Ursache rudimentär geblieben wären. Dafür würde ihr Entwicklungsgang sprechen, der demjenigen der echten Skeletstücke entspricht. Beide Arten der Sesambeine wären sich also ursprünglich gleichwertig, und die Abweichungen wären erst aus quantitativen Verschiedenheiten der Entwicklung hervorgegangen. Pfitzner gelangt durch seine Untersuchungen zu dem Schluß (S. 562): »Sie sind echte, knorpelig praeformierte, enchondral ossifizierende Skelettstücke«; auf Seite 572 betont er noch ihren rudimentären Charakter, d. h. »sie seien in ihrer Entwicklung gegenüber andern Skelettstücken zurückgeblieben«. Gegenbaur '03 S. 330 schreibt: »Manche Sehnen

erfahren in ihrem Verlaufe eine gewebliche Veränderung. An Sehnen, die im Winkel über Knochen hinwegtreten, erscheint die betreffende Sehnenstrecke nicht nur etwas verbreitert, sondern auch faserknorpelig modifiziert. Solche Stellen verknöchern zuweilen, es entsteht ein sog. Sesambein (Os sesamoideum). Auch unter andern Verhältnissen bilden sich Sesambeine in den Sehnen von Muskeln, und so bestehen mancherlei außerhalb des Skelettes befindliche Knochengebilde, von denen manche Bedeutung erlangen können.« Fürst '03, S. 121 sieht im lateralen Sesambein ebenfalls einen echten Knochen, welcher von der Fibula herstamme und während der Reduktion dieses Knochens im Zusammenhang mit den sich an ihn anhaftenden Muskeln erhalten geblieben sei. Nach Fürst S. 119 entspricht die Fabella der obern Spitze des Processus capituli fibulae der Monotremen, ebenso wie ein allfällig vorkommendes Sesambein des Popliteus. Über die Herkunft des medialen Sesambeines erwähnt er nichts.

Die Literatur bietet noch eine Reihe ähnlicher Erklärungen. Viele sind nur die Wiedergabe der von frühern Forschern geäußerten Ansichten. Manche sind mit Galenus der Ansicht: »auf die sog. Sesambeine ist es nicht nötig einzutreten«. Vielfach werden die verschiedenen Sesambeine ohne weitere Prüfung aufgezählt; deshalb ist auch die Behauptung so verbreitet, daß das mediale Sesambein beim Menschen neben einem lateralen vorkomme, wobei allerdings die Einschränkung geübt wird, daß es weniger häufig als das laterale auftrete. Aus dem Wirrwarr der Meinungen scheinen die Ansichten maßgebender Autoren nach zwei Richtungen auseinander zu gehen. Nach der einen Ansicht sind die Sesambeine die Produkte einer physiologischen Reizung. Hierfür soll ihre Lage auf dem Condylus fem. sprechen, wo sie einem beständigen Druck oder einer Reibung ausgesetzt seien. Demgegenüber ist hervorzuheben, daß ein Sesambein nur bei einem kleinen Teil der niedern Säugetiere und der Affen sich entwickelt hat, dasselbe aber bei andern Tieren fehlt. Wenn jene Ansicht richtig wäre, so müßte gerade beim Menschen mit aufrechtem Gange der Druck der Sehne auf den Condylus besonders stark sein, wodurch die gewünschten Bedingungen für die Bildung einer Favella gegeben wären. Ferner bliebe es unverständlich, warum bei einem Tiere beide, bei einem andern nur ein laterales oder nur ein mediales Sesambein zur Ausbildung gelangte. Nach der andern Ansicht gehören die Sesambeine zu den echten Skeletstücken, was durch ihre ontogenetische Entwicklung bestätigt wird. Alle weitern Deutungen über Herkunft oder Zweck beruhen

auf unbewiesenen Annahmen. Nach Fürst '03 S. 119 u. 121 stammt das laterale Sesambein aus dem Capitulum fibulae. Die Ausführungen des Autors mögen für die Herkunft des lateralen Knochens sehr glaubwürdig klingen; aber woher stammt dann das mediale Sesambein, das doch eine ähnliche Herkunft wie das laterale aufweisen sollte? Über den Zweck der Sesambeine ist die Ansicht ausgesprochen, daß sie durch Vergrößerung des Winkels, welchen die Sehne des Muskels mit dem Ursprungsgebiet bildet, eine stärkere Muskelwirkung veranlassen können. Das ist möglich, aber kein stichhaltiger Grund für die Berechtigung der Existenz der Sesambeine. Ich glaube, daß die Hypothese Pfitzners, so kühn sie auch sein mag, nicht ganz zu verwerfen sei.

Wir haben es bei den Sesambeinen mit einer höchst interessanten Erscheinung zu tun, die leider noch einige Fragen offen läßt. Daß sie keine Neuerwerbungen, hervorgerufen durch funktionelle Anpassung, sind, dafür sprechen vor allem der histologische Bau und die Ontogenie. Sie sind zweifellos alt ererbte und echte Knochenstücke, welche einerseits durch das unregelmäßige Auftreten, anderseits durch die häufigen Abortivformen ihren rudimentären Charakter dartun. Die Bezeichnung »Abortivform« (Pfitzner) ist gut gewählt, weil sie ausdrückt, daß diese Elemente der Reduktion und dem allmählichen Verschwinden anheimfallen. Nach Pfitzner (S. 541) sind Sesambeine dann Abortivformen, wenn sie ihre ursprüngliche Gestalt verloren haben, wenn bei ihnen an Stelle einer Gelenkfläche nur eine Gleitfläche getreten ist. Durch weitere Reduktionen werden Abortivformen zu formlosen kleinen Knochenstückchen, welche alle morphologischen Eigenschaften allmählich einbüßen. Gerade bei denjenigen Species, bei denen das Sesambein nur noch vereinzelt auftritt, sind solche Formen häufig. Bei *Homo* wechselt deren Gestalt (Gruber '75, Tafel IV); es treten typische und stark reduzierte Formen auf. *Hylobates* zeigt in großem Prozentsatz deutliche Abortivformen; auch bei *Hapale* machte ich auf das Vorkommen solcher Formen aufmerksam.

Daß nicht beide Sesambeine gleichzeitig sich rückbilden und verschwinden müssen, geht aus dem Gesagten hervor. Das laterale Sesambein, welches fast in der ganzen Primatenreihe mächtiger als das mediale ist, ist auch das konstantere. Nach W. Gruber soll auch seine Verknöcherung bei *Canis* und *Lepus* früher eintreten und beendigt sein als die des medialen. Nur die Hylobatiden und *Ateles* scheinen eine umgekehrte Folge der Reduktion eingeschlagen zu haben.

In vielen Fällen ist die Ursprungssehne der beiden Gastrocnemii auf der dem Condylus femoris aufliegenden Fläche verdickt (vgl. S. 50 u. 68). Diese gewebliche Modifikation stellt, wie ich glaube, das dar, was Pfitzner '92 S. 563 Sesamoide nennt. Die verdickten Partien lagen stets an derjenigen Stelle des Condylus, welche dem größten Druck ausgesetzt ist, und ich möchte die Verdickungen daher, entgegen der Ansicht Pfitzners (S. 568), als eine Anpassung an mechanische Momente deuten. Pfitzner tritt für die Ansicht ein: »daß wir es bei den Sesambeinen und Sesamoiden mit einem krassen Fall von Mimicry zu tun haben«. Auf jeden Fall sind beide Formen ganz verschiedene Bildungen.

Ich fasse die Ergebnisse über die Sesambeine zusammen und hebe dabei diejenigen Tatsachen hervor, welche durch meine Untersuchung als sichere sich erwiesen haben.

Die Sesambeine kommen fast bei allen Primaten in den Ursprungssehnen beider Mm. gastrocnemii vor. Eine Ausnahme machen *Nycticebus* und die Anthropomorphen; bei ihnen fehlen sie. Bei *Hylobates* kommt ein mediales Sesambein vor, bei *Homo* ein laterales. In beiden Fällen tritt es in geringem Prozentsatz auf und oftmals nur in Abortivformen. Ausnahmen sind äußerst selten (zitierte Literatur).

Sesambeine sind echte Skeletstücke mit rudimentärem Charakter. Sie sind nicht durch mechanische Ursache entstanden, sondern sind alte Erbstücke, wofür die Entwicklung, der histologische Bau und das Vorkommen bei den verschiedenen Species sprechen.

Bei den Affen liegen sie auf der Dorsalseite der Condylen und gleiten auf denselben. Beim Menschen befinden sie sich am seitlichen Rande des Condylus lat., wodurch eine Rollung ausgeschlossen und nur eine Druckwirkung möglich ist.

Ihr Vorkommen beim Menschen läßt erkennen, daß wir es mit einem Rassenmerkmal zu tun haben. Rassen- und Geschlechtsdifferenzen sind bekannt, und in geringem Maße besteht ein verschiedenes beiderseitiges Auftreten. Das Alter hat aber keinen Einfluß auf das Vorkommen. Der M. plantaris und die Volumsentfaltung der Muskulatur sind ebenfalls ohne Bedeutung.

3. Muskelbauch.

Um den Muskelbauch des lateralen Gastrocnemius in der Primatenreihe einem Vergleich zu unterziehen, schlage ich denselben Weg wie beim medialen Kopf ein. Ich werde zuerst die struktu-

rellen Besonderheiten und dann die verschiedene Mächtigkeitsentwicklung bei den einzelnen Species vorführen.

a) Der morphologische Bau zeigt in der Hauptsache die gleiche Anordnung wie der mediale Bauch. Die Ursprungssehne dehnt sich auf der Dorsalseite verschieden weit proximalwärts aus. Von ihr entspringt ein großer Teil der Muskelmassen und geht in ventrodistaler Richtung in die einheitliche Endsehne oder in deren proximale Verlängerung über. Letztere bedeckt den Muskel als ein verschieden weit, proximalwärts ausgedehntes, oberflächliches Sehnenblatt. Aus dem Grade der Ausdehnung von Ursprungs- und Endsehne ergibt sich die Sehnendeckung und die Länge der Muskelbündel. So entsteht ein bei allen Formen gleichartiger Grundtypus des Muskels. In der weiteren Spezialisierung wird ein beträchtlicher Unterschied zwischen Affen und Menschen beobachtet. Fast bei sämtlichen Affen ist auf der Ventralseite des Muskels eine oberflächliche Muskelschicht anzutreffen, die ihn oft erheblich verstärkt. Man kann diese Schichte einem accessorischen Muskel vergleichen, der als oberflächliches Gebilde mit dem Stammuskel innig verbunden ist. Die Bündel dieses Muskels entspringen an einer den Gastrocnemius vom Plantaris trennenden Sehne; sie können aber auch ohne eine solche aus der Verwachsung beider Muskeln hervorgehen. Sie ziehen auf der Ventralfläche des lat. Gastrocnemius verschieden weit distalwärts, unter konvergierendem Verlauf ihrer Elemente. Bei den niedern Catarrhinen ist dieser Muskel stark entwickelt und bildet oft eine dicke Lage, deren Bündel von vorn in die proximalwärts verlängerte Endsehne inserieren und sie manchmal bis auf einen schmalen Streifen verdecken. Mit den weitest medial gelegenen Bündeln kann der Muskel auf den medialen Bauch beträchtlich übergreifen und an dessen Ventralseite inserieren (z. B. Fig. 18). Der Muskel ist nur bei Formen anzutreffen, welche einen Plantaris aufweisen. Er fehlt bei *Nycticebus*, *Ateles*, Orang und Gorilla. Er ist außer bei den niedern Catarrhinen bei Lemur und bei den Platyrrhinen, *Ateles* ausgenommen, sehr gut entfaltet. Bei Galago ist er reduziert und fehlt bei dem Exemplar, dessen Plantaris bis zum Ursprung vom Gastrocnemius getrennt ist. Beim Schimpansen ist er ein schwaches Gebilde. Bei den Hylobatiden mit wohl ausgebildetem Plantaris (Fig. 21, 23) ist er gut entwickelt; bei zwei Exemplaren, bei denen ich Andeutungen an eine Plantarisbildung vermute, deutet auch die Anordnung der muskulösen Elemente auf Reste eines solchen oberflächlichen Muskels hin. Es hat bei beiden Tieren den Anschein, als ob der laterale

Gastrocnemius mit dem Plantaris sowie dem oberflächlichen Muskel verschmolzen sei. Eine besondere Stellung nimmt *Homo* ein. Bei ihm ist der Plantaris nur in 19% mit dem Gastrocnemius verwachsen; in diesen Fällen findet man auch meistens einen wohl entwickelten oberflächlichen Muskel aus der Verwachsungsstelle hervorgehen. Der oberflächliche Muskel kann sich weit distalwärts erstrecken, in extremen Fällen (Fig. 32) sogar auf den medialen Bauch übergreifen und dadurch dem der niedern Catarrhinen recht ähnlich werden; er stellt einen niedern Zustand dar. Bei den 81%, wo der Plantaris bis zum Ursprung hinauf vom Gastrocnemius getrennt werden kann, findet man zum Teil noch in der Struktur eine Andeutung an diesen alten Verstärkungsmuskel der Affen (Fig. 31); in andern Fällen fehlt jede Spur des Muskels, ebenso wie bei den Objekten ohne einen Plantaris (Fig. 33).

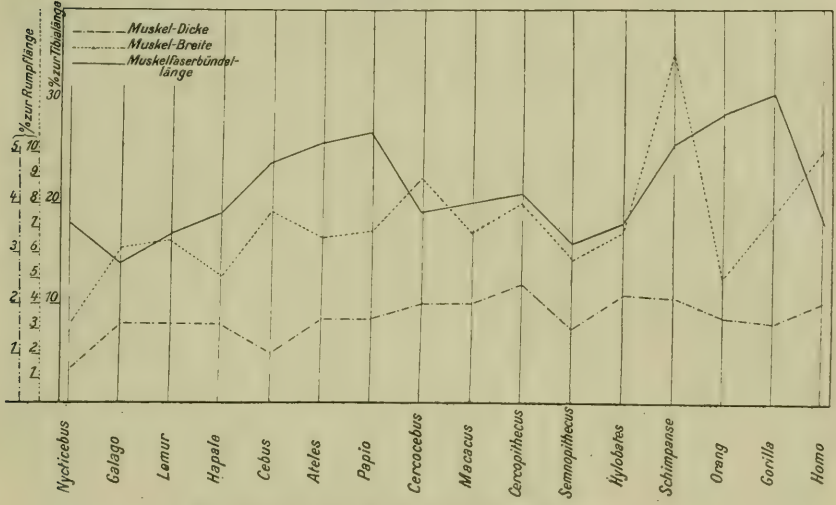
Eine besondere Erwähnung verdient das strukturelle Verhalten des later. Gastrocnemius bei einem *Hylobates syndactylus* (Fig. 21). Die Ursprungssehne, welche bis an den Rand gerückt ist, greift auch ein wenig auf die Ventralfläche des Muskels als schmale Randsehne über. Über dem distalen Drittel der gesamten Muskellänge verbreitert sich diese Randsehne und bedeckt die Ventralfläche eines eigenen Muskels, welcher vom Gastrocnemius und Soleus leicht zu trennen und nur durch eine Fascie mit ihnen verbunden ist. Dieser kräftige Muskel inseriert fleischig am Calcaneus; seine dorsalen Muskelbündel gelangen oberhalb desselben zu einer kurzen Sehne, welche den dorso-medialen Teil bedeckt. Bestimmtes über die Bedeutung dieser Bildung läßt sich nicht aussagen, da in der ganzen Primatenreihe nichts Ähnliches vorkommt.

b) Mächtigkeitsentwicklung. Sie zeigt bei sämtlichen Species eine größere Gleichmäßigkeit, als der mediale Kopf sie erkennen läßt. Die Muskeldicke schwankt nur unbedeutend in der Primatenreihe; die Breite zeigt ähnliche Schwankungen wie die am medialen Kopf. Die Bündellänge entbehrt der sprunghaften Erscheinungen, welche der mediale Kopf aufweist. Diese größere Gleichmäßigkeit spricht ebenso wie das regelmäßigere Verhalten im Ursprung des äußeren Gastrocnemiuskopfes für dessen altes Bestehen. Wäre er jüngeren Alters und hätte sich (Ansicht von E. Glaesmer '10) erst bei höhern Säugetieren vom medialen Gastrocnemius in dieser Art differenziert, so müßte sich dies wohl auch irgendwie in seinem Bau zeigen. Statt dessen weist er weniger Verschiedenheiten auf als der mediale Kopf, welcher viel

lebhafter in Anpassung an die Funktionsart in seinen einzelnen Merkmalen wechselt.

Nycticebus besitzt einen schwachen Muskel; die kürzere Bündellänge bringt ihn aber dem Muskel anderer Affen erheblich näher. *Galago* und *Lemur* unterscheiden sich nicht wesentlich von den niedern Catarrhinen. Der Muskel ist kräftig durch seine ansehnliche Dicke und Breite sowie durch die ziemlich kurzen Muskelbündel. Sind Breite und Dicke wie bei den Semnopitheciden gering, so ist eine allfällige Differenz durch kürzere Bündel aufgehoben, oder umgekehrt. Die Cercopitheciden haben einen dickern und

Fig. 39.



Mächtigkeitsausbildung des lateralen Gastrocnemius.

breitern Muskel; dafür sind dessen Faserbündel aber beträchtlich länger. *Papio* tritt allein aus der Reihe heraus. Bei ihm ist die Sehnendeckung teilweise sehr gering, infolgedessen die Bündellänge ansehnlich. *Papio* nähert sich hierin *Ateles*. *Hapale* und *Cebus* weichen von ihnen insofern etwas ab, als ihr Muskel schwächer ist, aber nicht hinter den medialen an Stärke zurücktritt. Der Gastrocnemius lateralis ist bei *Hylobates* sehr kräftig; die Muskelbündel sind kurz. Die übrigen Anthropoiden zeigen in der Muskelbreite beträchtliche Differenzen. Der Muskel des Schimpansen ist kräftig, der des Orang in jeder Beziehung schwach. Auch der des Gorilla kann sehr kräftig genannt werden. *Homo* nimmt keine Sonderstellung gegenüber den anderen Primaten ein. Der Muskel ist bei

ihm allerdings von bedeutender Breite, hat aber in dieser, sowie in den beiden anderen Faktoren vor einigen Species kaum etwas voraus. Fig. 39 gibt ein übersichtliches Kurvenbild von diesen Verhältnissen. Wir sehen aus ihr, daß eine ziemlich gleichmäßige Dicke in der ganzen Reihe herrscht, daß größte Breite und Bündellänge zu ihr bei den niedern Affen und *Hylobates* in dem Verhältnis stehen, wonach der Muskel im ganzen kräftig genannt werden kann. Bei Orang und Gorilla macht sich eine verhältnismäßig geringe Machtentfaltung, bei Schimpanse und *Homo* eine wenig ansehnlichere geltend.

Ein Vergleich mit den Verhältnissen am medialen Kopfe soll angestellt werden, nachdem die Mächtigkeitsentwicklung des Soleus in der Primatenreihe und die Verschiebungen der Kraftentfaltung innerhalb der einzelnen Glieder des Triceps surae besprochen worden sind. Hier sei noch hervorgehoben, daß, während der Gastrocnemius lateralis in der ganzen Reihe ziemlich gleichmäßig entwickelt ist, der mediale Kopf bei den niederen Primaten bedeutend schwächer ist, und daß er bei den Anthropomorphen, sowie ganz besonders beim Menschen, eine viel stärkere Ausbildung erfahren hat. Einen nicht unwesentlichen Machtzuwachs erfährt der äußere Kopf bei niedern Affen durch die oberflächliche accessorische Muskelschicht. Da diese bei den höhern Affen und beim Menschen nicht oder nur selten und dann schwach entwickelt auftritt, so geht den letzteren dieser Zuwachs an muskulösen Elementen ab, was ebenfalls zu einer gleichmäßig kräftigeren Ausbildung des lateralen Gastrocnemius in der Reihe der Primaten beiträgt.

4. Übergang des Gastrocnemius lateralis in die Endsehne.

Die Muskelbauchlänge zeigt in der Primatenreihe erhebliche Schwankungen, doch sind diese im allgemeinen weniger groß als die des medialen Kopfes. Diese Tatsache entspricht der wiederholt geäußerten Annahme, daß der laterale Gastrocnemius einen alten Platz im Muskelsystem einnimmt, während der mediale erst im Laufe der Onto- wie Phylogenie seine jetzige Stellung erworben hat und deshalb Spuren der Anpassung an die physiologischen Aufgaben deutlicher erkennen läßt. Innerhalb der einzelnen Arten liegen aber auch hier bedeutende Schwankungen vor. Bei der Feststellung der Länge des Muskelbauches und der Endsehne verfuhr ich wie beim medialen Kopfe. Fig. 40 (S. 87) bringt die Befunde zur

Darstellung, zugleich mit einem Hinweis auf die Verhältnisse am medialen Gastrocnemius.

Wir nehmen auch hier als Ausgangsform den Zustand der niedern Catarrhinen, d. i. einen beträchtlich langen Muskelbauch, welcher sich besonders bei den Papionen innerhalb einer großen Variationsbreite bewegt. Daß die Semnopitheciden (Kolhbrugge '97, S. 195) eine besonders lange Endsehne und kurze Muskelbäuche besitzen und sich darin dem Menschen nähern, bestätigen meine Befunde nicht. *Lemur* und *Hapale* bieten nichts Bemerkenswertes dar; ihr Muskelbauch ist etwas kürzer, als er durchschnittlich bei den niedern Catarrhinen ist. *Galago* schließt sich im Verhalten des lateralen Kopfes den Catarrhinen ebenfalls an. *Nycticebus* zeigt aber durch Reduction der Muskellänge eine Annäherung an den Zustand beim Menschen. Bei *Cebus* ist wiederum ein Unterschied zwischen *C. flavus* und *C. apella* zu beobachten. Jener hat einen langen, dieser einen kürzeren Bauch. Der Unterschied tritt am lateralen Gastrocnemius schärfer als am medialen Kopfe hervor; denn er ist in der Regel der längere und der stärkere Muskel der niedern Affen. Betreffs des Vergleiches der Verhältnisse beider Köpfe miteinander bilden *Lemur* und *Ateles* einen Übergang zu den Anthropoiden: bei beiden Species sind der mediale und laterale Muskelbauch von gleicher Länge, während bei den Anthropoiden und dem Menschen eine größere Längenentwicklung des medialen sich geltend macht. *Hylobates* und Orang weisen einen kürzeren Muskelbauch als die niedern Affen auf. Bei Schimpanse und Gorilla ist der Bauch länger als bei letztern, aber wie bei allen Anthropoiden erheblich kürzer als der mediale Kopf. Beim Menschen ist der letztere Zustand die Regel; immerhin erreichte in 20% der Fälle der laterale Bauch die Länge des medialen und übertraf ihn sogar in seltenen Fällen um 1—5% der Tibialänge. Größere Unterschiede nach dieser Richtung hin bestanden nicht; sie würden gegebenenfalls als Reminiszenzen an niedere Zustände in das Bereich der Varietäten gehören.

Ich schließe hier die Ergebnisse einiger rassialer Untersuchungen an. Chudzinski ('94, S. 486—499) stellte Untersuchungen an Weißen, Gelben und Negern an; nähere Bezeichnungen in bezug auf Rasse und Anzahl der untersuchten Individuen fehlen. Leider hat der Autor seine Feststellungen nur mit absoluten Zahlen belegt, so daß sie für einen Vergleich aus diesem Grunde, besonders aber auch deshalb nicht verwertbar sind, weil er die Meßpunkte für den Übergang des Bauches in die Sehne und denjenigen am Calcaneus nicht

näher bezeichnet hat. Chudzinski kam zu den folgenden Ergebnissen:

1) Die Länge der fleischigen Partie der beiden Gastrocnemii ergibt folgende Reihenfolge für das Caput mediale:

Weiße < Schwarze ♂ < Schwarze ♀ = Gelbe;

für das Caput laterale:

Gelbe < Weiße < Schwarze ♂ < Schwarze ♀.

2) Die Entfernung des distalen Endes des Muskelbauches vom Calcaneus vollzieht sich in folgender Stufenfolge:

Weiße < Gelbe < Schwarze ♀ < Schwarze ♂,

für das Caput laterale ist sie dieselbe.

Aus der ersten Feststellung ersehen wir, daß bei den Gelben die Ausbildung eines längern medialen und eines kürzern lateralen Kopfes am weitesten vorgeschritten ist. Dies deckt sich mit einer Bemerkung von Loth ('11), welcher sagt, daß die Mongolen im Verhalten ihrer untern Extremität die weitest progressive Stellung einnehmen. Wenn wir das unter 2) aufgeführte Resultat mit dem ersten gemeinsam benützen wollen, empfinden wir sofort den Mangel der Untersuchungen in dem Fehlen von relativen Zahlen. Wäre z. B. die Tibialänge als vergleichendes Maß gewählt worden, so hätten die Untersuchungen wertvolle anthropologische Ergebnisse zeitigen können. Daß die Differenzen in der Reihenfolge bei beiden Erhebungen z. T. auf der verschiedenen Tibialänge der einzelnen Rassen beruhen, ist einleuchtend. Auch Chudzinski deutet dies an (S. 494). Es bleibt daher unverständlich, warum Ch. ohne weiteres das Verhalten beim Weißen, dessen Endsehne nach ihm absolut am kürzesten ist, als eine Annäherung an den Zustand der Affen ansieht (S. 492). Völlig unzutreffend ist die Angabe, »que la partie charnue des jumeaux est très peu éloignée du talon chez tous les singes sans exception«. Ein Blick auf die verschiedenen Figuren zeigt die Unhaltbarkeit dieser Behauptung. Was die erste Ansicht anbelangt, so habe ich leider Untersuchungen weder an Negern, noch an Gelben vorgenommen, die mir erlauben, zur Frage Stellung zu nehmen. Die Möglichkeit, daß der Muskelbauch beim Weißen distalwärts weiter reicht als bei den Farbigen, ist nicht ausgeschlossen. Es scheint mir aber gewagt, bloß auf gewöhnliche Beobachtungen hin und ohne Verwendung von relativen Maßen solches auszusprechen. Gegen Chudzinskis Ansicht sprechen die Untersuchungen von Loth ('11, S. 470 I und '11 II), der bei Negern eine größere Entfernung zwischen dem Meßpunkt am Cal-

caneus und dem distalsten Punkt des lateralen Bauches als beim Weißen gefunden hat.

Loth kam auf einen Index von

59,2 für den Neger,
68,7 für den Europäer.

Man darf auf die Veröffentlichung weiterer Untersuchungen, die Loth angekündigt hat, gespannt sein, da es von Interesse ist, zu vernehmen, wie groß das untersuchte Material und die etwaige Variationsbreite gewesen sind. Letztere ist, wie oben bemerkt, für den medialen Kopf sehr beträchtlich: 20% der Tibialänge rechts, 11% links, für den lateralen Gastrocnemius 14%, bezw. 11%. Wenn ich den Index für das Zürcher Material berechne (nach der Methode von Loth), so erhalte ich im Mittel folgende Indices:

rechts: 62, mit einer Variationsbreite von 58—72
links: 63, mit einer Variationsbreite von 58—69.

Meine Untersuchungen weisen also durchschnittlich einen erheblich längeren Muskelbauch auf, als ihn Loth festgestellt hat; der von ihm für den Neger berechnete Index fällt durchaus in die Variationsbreite der Weißen meines Untersuchungsmaterials.

Fasse ich die Resultate der Untersuchung über die Länge der beiden Gastrocnemiusbäuche oder deren Endsehnen zusammen, so komme ich zu folgenden Schlüssen: Der mediale Kopf zeigt in der Primatenreihe bedeutende Schwankungen. Eine Entwicklungsreihe zeigt uns einen mäßig langen Muskelbauch bei niedern Catarrhinen, Platyrrhinen und bei *Lemur*, einen verkürzten bei *Nycticebus* und *Galago* und beim Menschen. Die andere Reihe nimmt ihren Ausgangspunkt von *Hylobates*, dessen Muskelbauch die Tendenz zur Verlängerung zeigt, sie führt zu Orang, Schimpanse und Gorilla, bei denen der fleischige Teil sich außerordentlich verlängert hat. Der laterale Kopf zeigt weniger große Schwankungen, bei fast sämtlichen niedern Affen eine ungefähr gleiche Länge, die aber eher auf die Verlängerung seines muskulösen Teiles hinweist. *Nycticebus* hat wie der Mensch einen kurzen Muskelbauch. Die Anthropoiden halten sich enger an den Typus der niedern Affen; *Hylobates* und Orang zeigen sogar eine Reduction der Länge. Infolge der beträchtlichen Vergrößerung des medialen Bauches ist der laterale Bauch bei sämtlichen Anthropoiden kürzer. Das bedeutet eine Annäherung an den Menschen und eine Entfernung von den niedern Affen, welche, mit Ausnahme von *Nycticebus*, einen längern lateralen Bauch aufweisen. *Lemur* und *Ateles* nehmen hierin eine nicht bestimmbare Stellung

ein. Die z. T. beträchtliche Variationsbreite innerhalb der einzelnen Species sehe ich vorläufig als Resultat einer individuellen Anpassung an die physiologischen Aufgaben an; das Material ist zu klein, um darüber Bestimmteres aussagen zu können.

IV. Der mediale Gastrocnemius in seinen Beziehungen zum lateralen Kopfe.

1. Ursprungsbeziehungen. Sesambein. Struktur. Mächtigkeitsausbildung.

In den vorhergehenden Abschnitten mußten wiederholt zur bessern Beleuchtung der Verhältnisse an einem Gastrocnemius auch die Befunde an dem andern herangezogen werden. So wurde bereits über die gegenseitigen Ursprungsbeziehungen beider Gastrocnemii ausführlich berichtet. Ich wiederhole die wichtige Tatsache, daß beide Muskeln auf phylogenetisch und ontogenetisch tiefster Stufe in sehr nahen Ursprungsbeziehungen zueinander stehen, und daß die weitere Differenzierung hauptsächlich den Ursprung des medialen Kopfes betrifft.

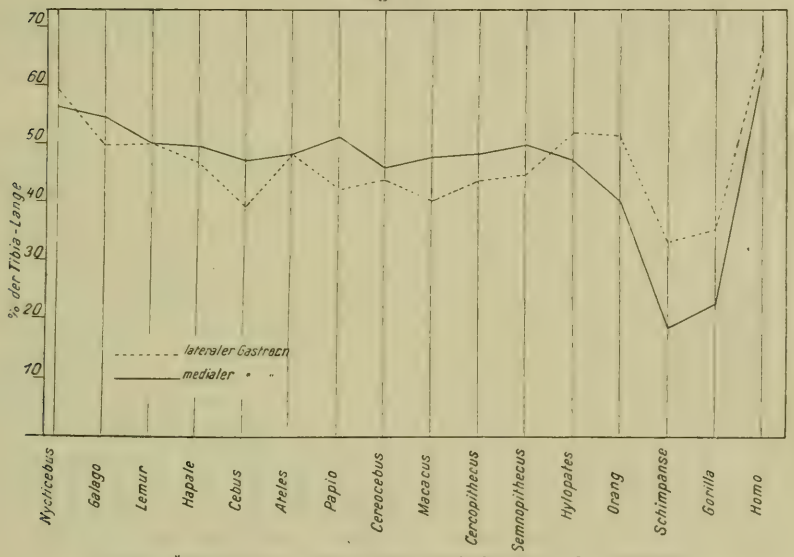
Was das Auftreten eines Sesambeines anbelangt, so haben die diesbezüglichen Untersuchungen dargetan, daß ein solches jeweilen unabhängig im medialen oder lateralen Muskel oder aber in beiden Muskeln vorkommen kann. Nähere Beziehungen zwischen dem Vorkommen oder der verschiedenen Ausbildung des einen oder andern Sesambeines liegen nicht vor. Das häufigere Auftreten eines lateralen Sesambeines würde den konservativen Charakter des Gastrocnemius lat. bestätigen.

Die Untersuchungen über die Struktur des Muskelbauches zeigten, daß der mediale Gastrocnemius bis zum Menschen hin eine bedeutende Umgestaltung aufweist, die auf einer Vermehrung der muskulösen Elemente beruht, während der Gastrocnemius lateralis am meisten bei den niederen Affen spezialisiert ist. Der erstere erfährt daher innerhalb der Primatenreihe eine bedeutende Steigerung in der Mächtigkeitsausbildung, indessen der laterale Kopf ein ziemlich gleichmäßiges Bild darbietet. Ausführlicheres hierüber soll nach der Besprechung der Verhältnisse am Soleus für den ganzen Triceps surae folgen. Eine Abhängigkeit in der Ausbildung der beiden Muskelbäuche voneinander ist nicht zu beobachten; die Machtverschiebung erfolgt wohl in funktioneller Anpassung.

2. Die Verwachsung beider Gastrocnemii.

Durch diese treten beide Muskeln in innigste Beziehung zueinander. Sie ist ein primärer Zustand, da die Muskeln auf früher embryonaler Stufe (Schomburg '00) sich noch wenig differenziert haben, ebenso wie bei den niederen Wirbeltieren, bei den Amphibien (Hoffmann '78) und Vögeln (Humphry '72; Testut '84). Über die Verwachsung beider Köpfe bei den niedern Säugetieren und speziell bei den Primaten liegen in der Literatur viele, z. T. widersprechende Angaben vor (Duvernoy '56; Macalister '69 und '73; Mivart und

Fig. 40.



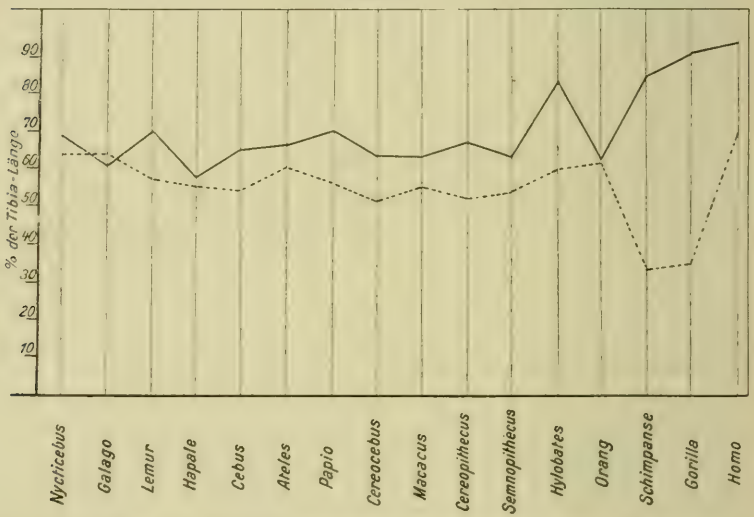
Höhe des Überganges der beiden Gastrocnemiusbäuche in ihre Endsehne.

Murie '72; Barnard '75; Deniker '85; Kohlbrugge '90; Hepburn '92; Lazarus '96; Kohlbrugge '97; Playfair und Murrich '04; Glaesmer '08 und '10); sie beschränken sich aber meist auf die Bemerkung, ob eine Verwachsung bestehe oder nicht. Die Bestimmungen betreffs der Höhe der Verwachsung gehen nicht über die Bezeichnung »über dem Calcaneus, in Mitte des Unterschenkels, ober- oder unterhalb desselben« usw. hinaus. Besonders beachtenswert sind diejenigen Fälle, welche eine vollständige Trennung beider Gastrocnemii melden. Humphry ('70, S. 58) berichtet über einen solchen Zustand bei *Bradypus didactylus* und *Bradypus vulgaris*; Glaesmer '08 bestätigt dies für *Chlamydophorus truncatus*. Nach

Leche '08 und E. Glaesmer sollen auch bei einigen Marsupialiern, nach Parson ('94 und '98) bei *Castor canadensis*, die beiden Gastrocnemii mit getrennten Sehnen am Calcaneus inserieren. Es handelt sich um Fälle, die sich vom primären Zustand stark entfernt haben.

Betreffs der Höhe, in welcher die Verbindung beider Muskeln erfolgt, kann man in der Primatenreihe leicht zwei Richtungen konstatieren (Fig. 41 gibt die betreffenden Verhältnisse wieder). 1) Die niedern Affen mit verhältnismäßig tiefer Verwachsung schließen sich an Orang an. 2) Die übrigen Anthropoiden und *Homo* zeigen eine viel geringere Trennung beider Bäuche. Wenn

Fig. 41.



Höhe der Verwachsung der beiden Gastrocnemii ———, Proximalster Punkt der Endsehne - - - - -

Testut ('84, S. 650) schreibt, daß die Verwachsung beider Gastrocnemii, (er schließt dabei unzweifelhaft die Befunde von *Homo* ein), in vielen Fällen nur eine augenscheinliche sei und durch Präparation getrennt werden könne, so ist dies nicht zutreffend. Ich bestimmte als Grenze der Verwachsung stets diejenige Stelle, wo eine Trennung der Gastrocnemii ohne Verletzung der muskulösen, bezw. sehnigen Elemente nicht mehr möglich war. Bei einigen Formen, besonders bei den niedern Catarrhinen (vergl. z. B. Fig. 19 u. 20), ist die Variationsbreite beträchtlich. Die Literaturangaben lauten auch über die Verhältnisse bei den Anthropomorphen verschieden. Bei Schimpanse und Gorilla soll die Verwachsung erst im unteren Drittel stattfinden (Kohlbrugge '97, S. 194), bei Gorilla nach Deniker '85

im zweiten Drittel, und nach MACALISTER '73 seien die beiden Köpfe überhaupt nicht trennbar. Auch über Orang teilen sich die Ansichten, doch lauten die meisten dahin, daß eine tiefe Verwachsung vorliege, was eine Übereinstimmung mit dem Zustand an dem von mir untersuchten Orang bedeutet. Daß bei diesem eine tiefe Verwachsung erst sekundär erfolgt ist, läßt sich aus dem Auftreten einer Randsehne schließen, welche die durch die weitergehende Spaltung verloren gegangene Insertionsgelegenheit ersetzt. Im medialen Rand des lateralen Kopfes (Fig. 26) ist nämlich eine Sehnenbildung zu bemerken, welche proximalwärts über die Verwachsung beider Gastrocnemii als schmale Randsehne verfolgbar ist. An ihr inseriert ein Teil der Muskelbündel. Eine merkwürdige Erscheinung zeigte ein *Hylobates syndactylus* (Fig. 22): beide Bäuche verwachsen hoch oben; in der Mitte des Unterschenkels ist aber ihre Verbindung eine so schwache, daß nach Ablösen des den Soleus überziehenden Fasciengewebes die beiden Gastrocnemii getrennt sind. In diesem Falle ist eine Trennung im distalen Gebiete der primären Trennung der proximalen Partien vorausgeeilt. Am stärksten ist die Verwachsung bei *Homo* ausgeprägt; aber auch dieses Merkmal zeigt eine beträchtliche Variationsbreite. Die tiefste Verwachsung erreicht jedoch weder das Mittel, das ich für *Hylobates* festgestellt habe, noch eines der Maxima bei niedern Affen. Eine in dieser Hinsicht anormale Ausbildung beider Muskeln fand ich nicht.

Ich glaube feststellen zu können, daß eine hohe Verwachsung hauptsächlich bei denjenigen Species sich findet, deren Lokomotion in aufrechter oder halbaufrechter Stellung vor sich geht. Die Annäherung der vorzüglichen Springer *Lemur* (speziell *L. catta*) und *Papio* an die Anthropoiden wird dadurch verständlich.

Die Frage, ob eine hohe Verwachsung einer niedern Stufe in der Entwicklung entspreche, muß genauer erörtert werden. Im allgemeinen läßt sich ja annehmen, daß Muskeln, die aus einem Verband selbständig geworden sind, das Resultat einer progressiven Entwicklung darstellen. Wir gehen auf die Art der Verwachsung über. Bei allen Primaten ist auf der Ventralfläche und unterhalb der Verwachsung beider Bäuche eine Durchkreuzung sehniger Elemente der proximalwärts verlängerten Endsehnen zu beobachten, wobei die lateralen Sehnenfasern vorzugsweise vor die vom medialen Kopf herkommenden sich lagern. Diese Erscheinung ist bis zum Menschen hinauf deutlich wahrzunehmen, besonders dann, wenn eine tiefe Insertion des Soleus vorliegt. Zu dieser ursprünglichen Art der Verschmelzung,

die bei einigen Species die einzige Verbindung zwischen beiden Köpfen darstellt, können sich weitere Zustände gesellen. Bei den Anthropoiden, bei Orang in geringem Maße, bei *Homo* in deutlicher Weise, verbinden sich die beiden Bäuche außerdem vermittelst einer verschieden stark ausgebildeten Zwischensehne (s. Fig. 30). Sie ist der Ausdruck einer in andrer Richtung erfolgten Sonderung. Sie bietet den bei diesen Species besonders kurzen Muskelbündeln eine treffliche Insertionsgelegenheit und ist daher als ein weiteres Mittel zu vermehrter Mächtigkeitsausbildung dieser Muskeln aufzufassen. Bei den meisten niedern Affen fehlt eine solche Bildung. Die Muskelmassen des Caput mediale lagern sich bei ihnen neben und zum kleinen Teil etwas dorsalwärts hinter die des lateralen Kopfes; die Verwachsung beider Köpfe ist eine lockere und meistens nur durch die Durchflechtung von sehnigen Elementen der ventralen Oberflächensehne gegeben. Sie kann in denjenigen Fällen, wo der oberflächliche Muskel des Caput laterale mit seinen distalsten Bündeln auf den medialen Kopf zwecks Insertion übergreift, etwas verstärkt werden (Fig. 18). In einigen Fällen ist eine Art Zwischensehnenbildung vorhanden. Bei *Semnopithecus maurus*, *Papio maimon* und *Cercopithecus* wird durch den lateralen Rand der ventralen Oberflächensehne, welche durch die Hintereinanderschiebung beider Köpfe auf der Dorsalseite sichtbar wird, eine Zwischensehne vorgetäuscht. Dadurch ist zugleich eine vermehrte Insertionsgelegenheit erreicht. Eine eigentliche Zwischensehne, wie sie bei den meisten Anthropoiden und bei *Homo* vorkommt, und welche eine dorsalwärts erfolgte Verdickung der ventralen Oberflächensehne darstellt, ist nur noch bei den Lemuren und Cebiden in mäßiger Ausbildung zu treffen. Die überaus hohe Verwachsung beider Gastrocnemii bei den Anthropoiden (ausgenommen Orang) und dem Menschen hat sich also in einer Weise modifiziert, daß der Zustand als ein sekundärer bezeichnet werden muß. Anthropoide und vereinzelte Fälle bei *Homo* zeigen eine Zwischenstufe durch die schwache Ausbildung der Zwischensehne, welche aber in der Regel beim Menschen sehr stark ausgebildet ist.

Während also in der Primatenreihe nach der einen Richtung hin eine hohe Verwachsung besteht und die Ausbildung der Muskeln auf die Vermehrung der zu leistenden Energie berechnet ist, so läßt sich nach einer andern Entwicklungsrichtung hin eine verschieden weit gehende Teilung der Köpfe nachweisen, welche diese selbständiger macht. Ob dieser Vorgang auch in Anpassung an die physiologischen Aufgaben erfolgt, bleibt, weil eine gemeinschaftliche Arbeit durch

die Gastrocnemii geleistet wird, eine offene Frage. Die Differenzierung ist bei *Galago* am weitesten fortgeschritten, wo nur noch die Endsehnen zur Verschmelzung kommen. Dieser Befund klingt an Zustände bei niedern Säugetieren an, bei denen die Trennung beider Muskeln bis zu deren Insertion am Calcaneus sich vollzogen hat. Fig. 41 zeigt, wie weit die fleischigen Partien an der Verwachsung beider Gastrocnemii beteiligt sind, oder wie nahe die Verwachsung dem proximalsten Punkt der Endsehne entgegengerückt ist.

Ich fasse zusammen, was wir über die Verwachsung beider Gastrocnemii erfahren haben. Die Höhe der Verwachsung variiert innerhalb der einzelnen Species. Die niedern Affen und Orang weisen eine relativ tiefe, die übrigen Anthropoiden und *Homo* durchweg eine hohe Verwachsung auf. Bei den letzteren ist die Verwachsung durch Bildung einer Zwischensehne modifiziert. Niedere Affen erreichen die Verwachsung fast ausschließlich durch die Verschmelzung der Insertionssehnen.

3. Endsehne der beiden Gastrocnemii.

Sie ist entsprechend der verschiedenen Länge der Muskelbäuche bei den Primaten ungleich lang und setzt sich entsprechend der ungleichen Stärke der Muskeln mehr aus medialen oder mehr aus lateralen Sehnenbündeln zusammen. Auch die Verwachsung mit der Endsehne des Soleus oder mit ihm selbst führt zu einer verschiedenen Ausbildung der Achillessehne, wie wir die Vereinigung der drei Sehnen nach allgemeinem Brauche nennen. In der strukturellen Anordnung ihrer Bündel zeigt sich die Endsehne in der ganzen Primatenreihe einheitlich. In der Literatur ist nur vereinzelt hiervon die Rede, so bei den niedern Säugetieren (Parson '94) und beim Menschen (Henle '71). Und doch muß der eigenartige Bau der Sehne, welcher dem der Insertionssehne des M. pectoralis major ähnlich ist, auffallen. Ich werde zunächst über die Verhältnisse der Gastrocnemiusendsehne berichten, über deren Vereinigung mit dem Soleus zur Achillessehne werde ich später anläßlich der Insertion des Soleus das Nötige mitteilen.

Nycticebus zeigt bei verschiedenen Exemplaren ein etwas abweichendes Verhalten im Bau der Endsehne; bei zwei Exemplaren (Fig. 4) verlaufen die Sehnenfasern des medialen Kopfes, welche in allen Fällen denen des Caput laterale an Mächtigkeit bedeutend nachstehen (sie betragen nur $^1/_3$—$^1/_2$ derselb.), lateral-distalwärts unter Verdrängung der letzteren, was bei Säugetieren die Regel ist. Bei

zwei andern Exemplaren (Fig. 5) ist diese Neigung der medialen Bündel zu lateralem Verlaufe schwächer ausgedrückt; die an Breite mächtigeren Partien des lateralen Kopfes nehmen distalwärts nur langsam ab und erreichen z. T. noch den äußeren Rand des Calcaneus. Die medialen Elemente schließen sich ihnen unter leicht lateralem Verlaufe auf ihrer medialen Seite an. Bei den übrigen Prosimiern, bei Platyrrhinen mit Ausnahme von *Ateles*, bei sämtlichen niedern Catarrhinen und *Hylobates leuciscus* schlagen die Sehnenfasern der gemeinsamen Gastrocnemiussehne einen typischen Verlauf ein. Die vom medialen Kopf stammenden Elemente ziehen lateraldistalwärts und zwar so, daß die vom medialen Rande kommenden sich dorsalwärts hinter die nachfolgenden lateralen schieben, woraus ein fächerartiges Hintereinanderlegen der sehnigen Bestandteile sich herleitet. Die Sehnenfasern des lateralen Kopfes zeigen einen ausgesprochen medialen Verlauf und legen sich dabei ebenfalls flächenartig voreinander, sowie ventral vor die vom Caput med. stammenden Sehnenbündel. Selten sind auf der Dorsalseite über dem lateralen Rande des Calcaneus noch sehnige Elemente des lateralen Gastrocnemius zu sehen, immer dagegen am medialen Rande, wo sie inserieren. Bei *Lemur* ist diese Verlaufsart gut ausgeprägt, vorzüglich aber bei allen niedern Catarrhinen, wo die Verhältnisse wegen der sehr tiefen Insertion des Soleus, welcher in vielen Fällen unmittelbar am Calcaneus inseriert, besonders klar liegen. Bei allen Tieren (z. B. Fig. 13) verschwinden die Sehnenfasern des lateralen Kopfes ziemlich hoch über dem Calcanus auf der Dorsalfläche, sogar die lateralen Elemente der medialen Sehnenpartie. Auf der Ventralfläche ist der mediale Verlauf der lateralen Sehnenbündel leicht erkennbar. Bei *Ateles*, *Hylobates syndactylus* und den Anthropomorphen besteht die Gastrocnemiusendsehne, von der Dorsalseite aus betrachtet, fast nur aus Elementen des medialen Kopfes. In den Fällen, wo der Soleus weit distal inseriert, ist der mediale Verlauf der lateralen Sehnenbündel auf der Ventralfläche ebenfalls erkennbar. Es herrscht also noch der gleiche Typus wie bei den niedern Affen, nur weniger deutlich infolge der veränderten Insertion des Soleus an der Endsehne. Auch bezüglich dieses Merkmales schließt *Hylobates leuciscus* eher an die niedern Affen an. *Hylobates syndactylus* hingegen weist volle Übereinstimmung mit den Anthropomorphen auf. Bei *Homo* ist derselbe Bau vorhanden, ein fächerartiges Vor- oder Hintereinanderschieben der einzelnen Sehnenbündel, wodurch die medialen Elemente der medialen Sehne den lateralen

Rand des Calcaneus erreichen und die Elemente der lateralen Sehne weit proximal vom Calcaneus auf der Dorsalfläche verschwinden.

Diese überall herrschende Anordnung findet in der Literatur kaum Beachtung; eine Deutung der Erscheinung ist nicht gefunden. Parson '94, S. 417 versuchte für sie eine Erklärung zu geben und führte die Erscheinung einmal auf die Rotation des fötalen Beines, ein anderes Mal auf die fötale Fußstellung im Uterus zurück. Beide Deutungen haben aber den Autor selbst nicht befriedigen können ('98, S. 759).

Ich werde versuchen, durch Heranziehen der Verhältnisse bei den niedern Wirbeltieren ein einigermaßen befriedigendes Bild zu entwerfen von dem Wesen dieses wichtigen Merkmals. Leider sind einschlägige Angaben in der Literatur spärlich. An Hand dieser Quellen und der Kenntnisse, welche wir über die Ontogenie dieser Muskeln besitzen, lassen sich einige wertvolle Schlüsse ziehen. Parson '94, S. 415 fand die beiden Gastrocnemii bei Eidechsen getrennt, den medialen, welcher den lateralen kreuzt, am lateralen Rande des Calcaneus inserieren. Er konnte bei den Vögeln eine Kreuzung nicht beobachten. Bei *Ornithorhynchus* (Glaesmer '08) und einigen Marsupialiern (Playfair und Murrich '04) inseriert der mediale Gastrocnemius ebenfalls auf der lateralen Seite. Die beiden Sehnen sollen, wie Testut '84 genau ausführt, sich überkreuzen. Beide Gastrocnemii, welche bei *Castor canadensis* (Parson '94, S. 414) getrennt zum Calcaneus verlaufen, sind umeinandergedreht wie die Bänder eines Seils, »in a rope-like manner« (Parson '98, S. 750), wobei die Sehne des Plantaris mit der des lateralen Gastrocnemius zum medialen Rande zieht. Diese Kreuzung fand ich bei *Cavia* sehr deutlich ausgesprochen trotz der Verwachsung beider Endsehnen. Nach Durchschneiden des Fußgelenks und Drehung des Fußes um 180° war der Verlauf der Sehnenbündel ein paralleler oder doch nur ein leicht convergierender. Ähnliches fand Parson bei *Canis*. Die Untersuchungen dieses Autors am menschlichen Embryo ergaben, daß der Soleus diese Kreuzung mitmacht, und zwar in derselben Richtung wie der Gastrocnemius lat., d. i. zur medialen Seite der Gastrocnemiusendsehne. Parson will sogar bei einem 5monatigen Embryo eine Verbindung des Soleus mit dem M. flexor digitorum brevis gefunden haben, welcher erst sekundär mit dem Plantaris in Verbindung getreten sei. Letzterer Punkt kann nur durch eingehende neue Untersuchungen klargestellt werden. Für uns ist die Tatsache wichtig, daß durch die Autoren auf den verschiedenen

Stufen der Tierreihe Zustände gefunden worden sind, welche eine Übereinstimmung des ursprünglichen Baues sicherstellen. Überall schlagen die Elemente des medialen Gastrocnemius einen lateralen Verlauf ein und wenden sich dorsal von denen des lateralen Kopfes, und letztere inserieren ausnahmslos ventral vor den medialen Elementen am Calcaneus. Eine Kreuzung beider Sehnen ist demnach nachgewiesen, sei es, daß sie deutlich ausgeprägt ist bei Sehnen, welche in ihrer Differenzierung sich vollständig voneinander getrennt haben, sei es, daß diese Kreuzung wegen stattgehabter Verwachsungen weniger scharf zutage tritt, sei es, daß sie wegen einer schwachen Beteiligung des medialen Kopfes an der Bildung der Endsehne nur noch andeutungsweise zu sehen ist (*Nycticebus*). Was mag die Ursache dieser Anordnung sein? Daß sie auf mechanischer Grundlage beruhe, was eine der Erklärungen Parsons ausspricht, bezweifle ich. Der Zustand ist hierfür in der Tierreihe allzu regelmäßig vorhanden. Auch die Ansicht, daß gekreuzte Sehnen die physiologische Aufgabe dieser Muskeln besser erfüllen, scheint mir nicht stichhaltig zu sein, denn bei Tieren mit allen möglichen Bewegungsarten ist ein solches Verhalten anzutreffen.

Die Erscheinung kann mit dem Ursprungswechsel des medialen Gastrocnemius, wie ich ihn anläßlich der Ursprungsverhältnisse beider Gastrocnemii klargelegt habe, in Einklang gebracht werden. Wenn der mediale Kopf ursprünglich ein an der fibularen Seite entspringender Muskel ist, so ist seine Insertion am dorso-lateralen Rande des Calcaneus verständlich. Mit der medianwärts erfolgten Wanderung des einen Kopfes gelangen dessen Elemente der Endsehne allmählich in eine andere Stellung. Diese, im Sinne der Bewegung ausgedrückt, wird proximalwärts eine mehr mediale sein. Wir gehen dabei von der Voraussetzung aus, daß die Anheftung am Calcaneus die ursprüngliche bleibe, was dem allgemein stabilen Charakter des Insertionsverhaltens nicht widerspricht. Durch die mediale Verschiebung des Ursprungs und die damit gepaarte Änderung in der Verlaufsrichtung des Muskelbauches können in Fällen einer frühen Trennung beider Muskeln die Sehnen unter Kreuzung den Calcaneus erreichen. In den meisten Fällen aber, wo eine verschieden starke Verwachsung derselben bestehen bleibt, muß der Vorgang in einer veränderten Struktur sich wiederspiegeln, welche in der fächerartigen Anordnung der Sehnenfasern unschwer zu erkennen ist. Nach dieser Auffassung, gestützt zugleich auf die ausnahmslos dorsale Insertion der medialen Sehnenportion, darf angenommen werden, daß

der laterale Gastrocnemius aus den ventralen Elementen der gesamten Muskelanlage sich aufgebaut hat, während die dorso-medialen Elemente an der Bildung des medialen Kopfes sich beteiligt haben. Parsons Wahrnehmung ('94, S. 415), daß eine Kreuzung der Sehnen bei den Vögeln nicht bestehe, bestätigt die obigen Ausführungen, wenn wir uns daran erinnern, daß der mediale Gastrocnemius der Vögel den Condylus med. femoris noch nicht erreicht hat, sondern hauptsächlich vom Planum popliteum entspringt. Eine Kreuzung der Sehnen wäre einem solchen Verhalten gegenüber nicht möglich.

Ich möchte gemäß dieser Ausführungen den eigenartigen strukturellen Bau der Endsehne als die Folge des ursprünglich fibularen Ursprungs des Gastrocnemius medialis ansehen. Durch die Wanderung tibialwärts und durch Beharren der ursprünglichen Anheftungsweise am Calcaneus hat der gegenwärtige Zustand sich herausgebildet.

V. Der laterale Gastrocnemius in seinen Beziehungen zum Plantaris.

Bei den Ausführungen über den Ursprung des later. Gastrocnemius bemerkte ich, daß er bei einer Anzahl von Tieren mit dem M. plantaris in Beziehung stehe. Es soll nunmehr ermittelt werden, wie weit diese Beziehungen bei den verschiedenen Species sich erstrecken. Die Beziehungen lassen sich in zwei Gruppen teilen: 1. in diejenigen des proximalen Teiles des Plantaris mit dem Bauche des lateralen Gastrocnemiuskopfes und 2. in die Beziehungen seiner Endsehne mit derjenigen des Gastrocnemius. Auf Einzelheiten gehe ich nur soweit ein, als sie für die Verhältnisse des Triceps surae in Betracht fallen.

Was die Verwachsung des proximalen Teiles des Plantaris mit dem Gastrocnemius lat. betrifft, so variieren die Zustände selbst innerhalb einzelner Arten. Immerhin läßt sich eine gewisse Einheitlichkeit durch die ganze Affenreihe erkennen. Auf den Zusammenhang der Endsehnen des Plantaris und des Gastrocnemius mit dem Fasciengewebe am Calcaneus und auf den Übergang in die Plantaraponeurose gehe ich nur kurz ein, da Loth '08 diese Punkte ausführlich behandelt hat. Ich beschränke mich dabei auf das Wesentliche und werde die übereinstimmenden und voneinander abweichenden Resultate zur Geltung bringen.

1. Prosimier. *Nycticebus tardigradus*: Nach Mivart und Murie ('65, S. 250 und '72, S. 79) fehlt ein Plantaris. Wenn er vor-

handen ist (Barnard '75, S. 126), so ist er mit dem M. gastrocn. lat. verwachsen. Loth ('08, S. 205) beschreibt ihn als ein schwaches Bündel, das gemeinsam mit dem lat. Gastrocnemius entspringt und in der distalen Hälfte des Unterschenkels mit Gastrocnemius und Soleus sich vereinigt. Bei dreien meiner Exemplare war der Plantaris bis zum Ursprung vom Gastrocnemius zu trennen; bei einem vierten Tiere reichte die Verwachsung verhältnismäßig weit distalwärts. Entsprechend dieser Tendenz zur Trennung ist auch beim lat. Gastrocnemius keine Spur jener oberflächlichen Muskelschicht wahrzunehmen, welche in der Regel aus der Verwachsung beider Muskeln hervorgeht. Auch das vierte Exemplar zeigt in dieser Beziehung einen übereinstimmenden Bau. Die Verwachsung des Plantaris scheint demnach eher ein individueller Rückschlag zu frühern Zuständen zu sein. Die Ansicht, daß der Plantaris entweder fehle oder mit dem Gastrocnemius lat. verwachsen sei, mag davon herrühren, daß beide Muskeln durch Fasciengewebe innig verbunden sind. Nur eine sorgfältige Präparation ermöglichte mir eine Trennung derselben. Bei den drei ersten Exemplaren zeigte sich distal eine Verschmelzung des Plantaris mit den Gastrocnemii. Bevor der (entgegen dem Befunde Loths '08, S. 205) relativ kräftige Muskelbauch in seine Endsehne übergeht, verwächst er mit dem Caput mediale gastrocnemii etwa in der Mitte des Unterschenkels. Bei jenem Exemplar mit der stärkeren proximalen Verwachsung nimmt der Muskel den bei allen Primaten üblichen medio-distalen Verlauf. Wenige Muskelfasern heften sich unmittelbar über der Verwachsungsstelle beider Gastrocnemii am Caput later. fest; der Hauptteil des Muskels endigt in einer überaus feinen Endsehne, welche anfangs zwischen Soleus und Gastrocnemius fest eingeschlossen ist, weiter distal zum medialen Rande der Gastrocnemiussehne zieht und von da aus, durch eine Fascie an diese geheftet, den Calcaneus erreicht. Ein Zusammenhang mit der Plantaraponeurose läßt sich sogar in diesem Falle, der den erst beobachteten, wohlausgebildeten Plantaris darstellt, in einigen Sehnenbündeln, die über den Calcaneus hinziehen, erkennen.

Galago garnetti. Unmittelbar unterhalb des gemeinsamen Ursprunges sind Gastrocnemius lat. und Plantaris frei. Der lat. Gastrocnemiuskopf zeigt einmal keine, das andere Mal nur eine leise Andeutung an eine oberflächliche Muskelschicht, was mit der Trennung der Muskeln übereinstimmt. Der Plantaris bewahrt in ganzer Ausdehnung seine Unabhängigkeit, er geht am Calcaneus in die Aponeurosis plantaris über.

Lemuren. Die Beziehungen beider Muskeln sind innige. Die medio-ventrale Hälfte des lateralen Gastrocnemiuskopfes gehört proximal dem Plantaris an. Eine wohlausgebildete Zwischensehne trennt beide Muskeln; von ihr aus gelangen muskulöse Elemente medianwärts zum Plantaris, latero-distalwärts zum lateralen Gastrocnemius. Letztere bauen als kräftige oberflächliche Muskelschicht jenen accessorischen Muskel auf, über welchen beim Bau des lat. Gastrocn. ausführlich berichtet worden ist. Die Verwachsung reicht außerordentlich tief bei *Lemur catta* herab, ist bei *L. rufus* und *L. macaco* geringer, aber immerhin bedeutend gegenüber andern Species. Das distale Ende des Plantaris hat seine Unabhängigkeit durch starke Verfilzung seiner Endsehne mit dem umliegenden Gewebe (Loth '08, S. 207) beträchtlich verloren, wodurch die ursprüngliche Funktion sich änderte. Der Muskel wird die Gastrocnemii in ihrer Tätigkeit als Fußstrecker unterstützen.

Die Beziehungen beider Muskeln zueinander gestalten sich bei den Prosimiern sehr verschieden. Der Plantaris ist am Ursprunge bei *Nycticebus* und *Galago* frei, er neigt bei *Nycticebus* zur Verwachsung hin. Die Lemuren zeigen innige Verschmelzungen beider Muskeln auf beträchtliche Strecke hin. Die Plantarisendsehne ist auch bei *Galago* vollständig unabhängig; sie verliert bei *Lemur* durch die Verfilzung am Calcaneus an Selbständigkeit und reicht bei *Nycticebus* nur noch bis zur Verwachsung beider Gastrocnemiusköpfe und ganz selten bis zum Calcaneus herab. Im letzteren Falle reicht die Verwachsung des Ursprungsteiles zudem weiter distalwärts herab, woraus eine Annäherung an die Verhältnisse bei *Lemur* sich ergibt.

2. Platyrrhine. Bei den Hapaliden entspringen Gastrocnemius lat. und Plantaris gemeinsam; bei *Hapale jacchus* sind sie weit distalwärts verwachsen, ebenso bei einem Exemplar von *Hapale penicillata*; bei zwei andern Tieren konnten die Muskeln bis zum Ursprung getrennt werden. Überall, wo eine Verwachsung stattfindet, trennt eine Zwischensehne die beiden Muskeln; an ihr entspringt ein Teil der oberflächlichen Muskelschichte des lat. Kopfes. Bei beiden Exemplaren von *Hapale penicillata*, deren Plantaris bis zum Ursprung frei ist, konnte ebenfalls eine den lat. Gastrocnemius verstärkende Muskellage beobachtet werden; die Bündel derselben entspringen von einer feinen Oberflächensehne, welche unterhalb des Ursprungs die Ventralfläche teilweise bedeckt (Fig. 9*s*) und an Stelle der hier durch die Trennung verloren gegangenen Zwischensehne

als Neubildung auftritt. Die Endsehne des Plantaris geht in die Plantaraponeurose über; jedoch macht sich eine ziemlich starke Verschmelzung mit dem Calcaneus geltend, was auch Loth ('08, S. 223) angibt.

Bei sämtlichen Cebinae ist der Plantaris im Ursprung mit dem lat. Gastrocnemius innig verbunden. Nach Sommer ('06, S. 105, wo der Autor Church und Champney bezw. Sirena zitiert), besitzt *Cebus* keinen Plantaris. Bei *Cebus flavus* reicht die Verwachsung weiter distal als bei *Cebus apella*. Eine Zwischensehne dient auch hier für muskulöse Elemente des oberflächlichen Muskels des lat. Gastrocnemius sowie für den Plantaris zum Ursprung. Unter starker Verwachsung mit der Gastrocnemiusendsehne und dem Soleus durch eine Fascie erreicht die Plantarissehne den Calcaneus, auf dessen medialer Hälfte sie befestigt ist; von hier setzt sie sich in die Plantaraponeurose fort.

Bei *Ateles ater* fällt das Fehlen eines M. plantaris auf. Loth ('08, S. 215) will auf der medialen Seite der Achillessehne und mit ihr verwachsen eine Sehne gefunden haben, die einer Plantarissehne entspreche; er schreibt, »wenn wir sie aber proximalwärts verfolgen, so sehen wir, daß sie keinen besonderen Muskel besitzt, nur mit dem medialen (nicht lateralen wie man vermuten könnte) Kopf des M. gastrocnemius verschmilzt. Am Tuber calcanei ist diese Sehne festgewachsen und steht nicht mehr mit der Plantaraponeurose in Verbindung«. Loth rechnet (S. 223) der Species *Ateles ater* demgemäß einen Plantaris zu. Zwei von mir untersuchte Tiere zeigten auch nicht die geringste Andeutung eines solchen; ein drittes Exemplar ließ am medio-ventralen Rande des lateralen Gastrocnemiuskopfes weit proximalwärts eine oberflächliche Sehne erkennen, welche sich alsbald verdichtete, im Aussehen durchaus an eine Plantarissehne erinnerte und auch deren Platz einnahm (Fig. 12, *s*). Sie verblieb aber am medialen Rande des Gastrocnemius lat. und verschwand bei dessen Verwachsung mit dem Soleus. Verfolgt man sie distal in die Tiefe der verwachsenen Muskeln, so sah man sie mit der Endsehne des later. Kopfes vollständig verschmelzen. Ich möchte hiernach für *Ateles* nur die Andeutung an eine Plantarisbildung zugeben; die gefundenen Spuren sind zu gering, um vom Vorhandensein eines Plantaris sprechen zu können.

Die Platyrrhinen zeichnen sich durchweg durch eine innige Beziehung des lateralen Gastrocnemius mit dem Plantaris aus. Die Verschmelzung ist proximal bei den Cebinae beträchtlich und geht

noch weiter bei den meisten Hapaliden; bei zwei *Hapale* hat sich durch die Trennung der beiden Bäuche ein abweichendes Verhalten eingestellt. Bei den beiden Species sind mit der starken Verwachsung eine Reduction des Muskelbauches und eine Anheftung am Calcaneus gepaart. Bei fast sämtlichen Tieren besteht die Neigung zur Verschmelzung des Plantaris mit dem lat. Gastrocnemius oder der Tricepsendsehne. Bei *Ateles* erreicht sie ihren Höhepunkt. Eine eigenartige seltene Sehnenbildung am lat. Gastrocnemius und eine solche am medialen Rande der Gastrocnemiusendsehne können als letzte Spuren eines verschmolzenen Plantaris angesehen werden.

3. Die verschiedenen Vertreter der niedern Catarrhinen zeigen ziemlich übereinstimmende Zustände. Der Plantaris nimmt die mediale Hälfte des Ursprunges am lat. Gastrocnemius für sich in Anspruch, bedeckt bei *Cercopithecus callithrichus* (Fig. 18, *b*) sogar den größten Teil von dessen Vorderfläche und übernimmt fast ausschließlich die Beziehungen zum Sesambein. Distal vom Ursprunge sind die Muskeln eine beträchtliche Strecke weit verwachsen. *Semnopithecus maurus* macht allein eine Ausnahme hiervon. Die aus der Verwachsung beider Muskeln hervorgehende oberflächliche Muskelschicht ist denn auch bei allen übrigen Tieren kräftig; sie fehlt bei *Semnopithecus maurus*. Innerhalb der einzelnen Arten machen sich Verschiebungen der Verwachsungsgrenze wie bei den Papionen (Fig. 13, 14) und den Semnopithecinen geltend; doch zeigt das Mittel keine nennenswerten Schwankungen.

Bei einem *Cynocephalus babuin* (Fig. 13) fand ich ein anormales, 2 mm breites Sehnenbündel, das von der Insertionssehne des Gastrocnemius medialis auf diejenige des Plantaris ausstrahlte. Ich konnte diese Erscheinung nicht sicher deuten. Es ist möglich, daß es sich um die Tendenz zur Verschmelzung des Plantaris mit dem Gastrocnemius handle.

Die Beziehungen beider Muskeln im distalen Gebiete zeigen bei den einzelnen Formen bedeutende Unterschiede. Bei den Papionen inseriert nach Loth ('08, S. 225) »die Sehne des M. plantaris so stark, daß der Muskel auf die Plantaraponeurose fast keinen Einfluß mehr ausübt«. An zwei Exemplaren von *Cynocephalus babuin* fand ich dagegen ein fast freies Übergleiten der Sehne über den Calcaneus. Bei *Papio maimon* war die Verwachsung mit letzterem bedeutsam, bei *Cynocephalus hamadryas* aber besonders innig. Bei anderen niedern Catarrhinen beobachtete ich ebenfalls eine starke Verbin-

dung mit dem den Calcaneus umgebenden Gewebe, bei den Cercopithecinen in Übereinstimmung mit den Befunden von Loth in schwächerem Maße. Loths Angaben über die Semnopithecinen decken sich mit meinen Beobachtungen. Es besteht ein freies Übergleiten bei *S. entellus*, eine geringe Verwachsung bei *S. melanolophus*, eine bedeutendere bei *S. maurus*. Nach Kohlbrugge ('97, S. 196) soll die Verschmelzung bei *Semnopithecus nasicus* so weit vorgeschritten sein, daß die Plantarissehne in der Mitte des Unterschenkels mit dem medialen Kopf des Gastrocnemius vereinigt ist.

Für die niedern Catarrhinen ist also festgestellt worden, daß der lat. Gastrocnemius in inniger Beziehung zum Plantaris steht, proximal durch eine nur selten fehlende Verwachsung, an welche das Auftreten eines oberflächlichen Muskels des lateralen Kopfes geknüpft ist, und distal durch die meistens bedeutsame Verfilzung der Endsehnen beider Muskeln miteinander oder mit dem Calcaneus.

4. Anthropoide. Ein Plantaris wird bei den Hylobatiden von den Autoren vermißt. Loth ('08, S. 221) stellte die Resultate von 20 Untersuchungen (zum Teil nach Kohlbrugge '97 und Sommer '06) zusammen: stets fehlte ein Plantaris. Gegenbaur '03 äußerte sich im gleichen Sinne, Alix '69 indessen gibt an, daß, obgleich ein Plantaris bei allen Anthropoiden fehle, bei sorgfältiger Präparation Spuren eines solchen gefunden werden können. Es ist bemerkenswert, daß ich bei Hylobatiden Zustände antraf, die von den beschriebenen völlig abwichen. Ein Exemplar von *H. leuciscus* Mülleri (Fig. 23) zeigte einen Plantaris, der ganz demjenigen der niedern Catarrhinen glich; der Muskel war am Ursprung mit dem lat. Gastrocnemius stark verwachsen, und ein ansehnlicher Teil der Muskelmasse gehörte ihm zu. Der flache, breite Muskelbauch ging früh in eine feine Endsehne über, welche in einer Rinne zwischen beiden Gastrocnemiusbäuchen distal von deren Verwachsung gelagert war. Die Sehne war distalwärts vom Soleus bedeckt und erreichte, fest an diese Muskeln geheftet, den medialen Rand der Gastrocnemiussehne, welche sie bis zum Calcaneus begleitete. Sie konnte in ihrem Verlauf nur bei großer Sorgfalt freigelegt werden. Sehnenzüge über den Calcaneus hinaus waren nicht vorhanden.

Bei einem *Hylobates syndactylus* (Fig. 21) herrschten ganz andere Zustände vor. Ein Plantaris entsprang gemeinsam mit dem later. Gastrocnemius. Seine Form entsprach der des menschlichen Muskels. Distal vom Ursprunge wird er frei. Eine eigenartige Struktur des lat. Gastrocnemius deutete auf eine oberflächliche Muskelschichte

und auf einen früher innigeren Zusammenhang beider Muskeln hin. Zur Verschmelzung im distalen Gebiete kam es nicht. Der mächtige, breite Bauch ging nach kurzem Verlauf in eine breite, aber dünne Endsehne über; sie lagerte, durch eine Fascie fest an die Ventralfläche des Gastrocnemius med. geheftet, zwischen diesem und dem Soleus. In der Mitte des Unterschenkels hörte sie unvermittelt auf, und es ließ sich weiterhin eine Spur von ihr weder zwischen dem in dieser Höhe verwachsenen Gastrocnemius und Soleus, noch in dem umhüllenden Fasciengewebe nachweisen. Diesem Plantaris ging außer dem gemeinsamen Ursprung jede nähere Beziehung mit dem Gastrocnemius ab. An zwei andern Hylobatiden fehlte ein Plantaris; doch zeigte die Struktur des lat. Gastrocnemius in beiden Fällen starke Anklänge an eine Plantarisbildung, besonders bei einem *H. leuciscus* (Fig. 24). Bei diesem bedeckte eine Oberflächensehne an der Stelle, wo sonst eine Zwischensehne die beiden Muskeln trennt, einen Teil der Ventralfläche des lateralen Gastrocnemius. Von ihr entspringen Muskelbündel, welche medianwärts verliefen und als oberflächliche Muskelschichte den lat. Gastrocnemius bedeckten, ferner solche Bündel, welche den typischen Verlauf von Plantarisbündeln hatten, also latero-distalwärts verliefen. An der Verwachsungsstelle beider Bäuche bildeten letztere eine wulstartige Erhöhung auf der Ventralseite der Gastrocnemii. Die Grenze ließ sich bis an den medialen Rand des Gastrocnemius med. verfolgen. Eine weniger ausgesprochene Bildung zeigte ein zweites Exemplar von *H. syndactylus* (Fig. 22); aber auch hier ließ die Struktur des Gastrocnemius lat. auf eine Verschmelzung mit dem Plantaris schließen. Eine leicht zu trennende Muskelpartie schlug den für einen Plantaris typischen Verlauf ein. Die Andeutung an einen oberflächlichen Muskel des Gastrocnemius lat. sprach für die Verwachsung mit einem Plantaris.

Die kleine Zahl von Untersuchungen an Hylobatiden liefert bezüglich des Plantaris eine geschlossene Entwicklungsreihe. Erstens ist ein Muskel beobachtet worden, wie er typisch den niedern Catarrhinen zukommt, welcher im proximalen und distalen Teile mit dem Gastrocnemius lat. innig verbunden ist. Hieran schließt sich der Fall mit einem verschmolzenen Plantaris an, welcher im Relief der Gastrocnemii noch deutlich abgrenzbar ist. Als Endglied dieser Reihe nenne ich die letzte Andeutung an eine Plantarisbildung, die als solche nur noch beim Vergleiche des Baues des lat. Gastrocnemius bei den verschiedenen Primaten sich erkennen läßt. Diese

Fälle legen Zeugnis für einen Entwicklungsgang ab, welcher auf dem Wege der Verschmelzung zum völligen Schwinden des Plantaris führt.

H. syndactylus mit dem menschenähnlichen Plantaris zeigt diesen in großer Selbständigkeit. Der Muskel hat bis auf den gemeinsamen Ursprung jede Beziehung mit dem Gastrocnemius aufgegeben. Es liegt deshalb nahe, anzunehmen, daß er einer Entwicklungsreihe angehört, welche nicht durch Verschmelzung, sondern durch eine distal beginnende, einfache Reduction zu einem allmählichen Verschwinden des Plantaris führt. Bei Besprechung der Verhältnisse beim Menschen wollen wir den Spuren nachgehen, welche auf beide Arten einer Reduction des Plantaris schließen lassen.

Orang besitzt nach Loth ('08, S. 291) nur in wenigen Fällen (3,7%) einen Plantaris. Der Muskel fehlte auch an dem von mir untersuchten Objekte. Ich wies bei dem Ursprunge des lateralen Gastrocnemius auf eine Verwachsung mit dem Flexor fibularis hin; die strukturellen Verhältnisse lassen Anklänge an eine Plantarisbildung vermuten. E. Glaesmer ('10, S. 245) vermutete ein Gleiches bei *Bradypus tridactylus*.

Der laterale Gastrocnemius von Gorilla zeigt weder in seinem proximalen noch distalen Teile irgendwelche Spuren einer Verschmelzung mit einem Plantaris.

Schimpanse besitzt nach Loth (S. 291) in 54,3% einen Plantaris. Bei meinem Exemplar nahm der Plantaris die medio-ventrale Hälfte des Gastrocnemiusursprungs in Anspruch. Die Verwachsung beider Muskeln reichte nicht weit unter den gemeinsamen Ursprung herab (Fig. 25). Die sehr feine Endsehne schlug den gewöhnlichen Verlauf am medialen Rande der Gastrocnemius-Endsehne ein und war an diese durch eine Fascie geheftet. Die Anheftung erfolgte an der medialen Seite des Calcaneus. Nach Kohlbrugge ('97, S. 197) zieht die Plantarissehne meist frei zum medialen Rande des Calcaneus; zuweilen ist aber ihr distaler Teil mit dem medialen Rande der Gastrocnemiussehne vereinigt.

Die Anthropoiden unterscheiden sich also in diesem Merkmal sehr erheblich von den niedern Affen. In der Mehrzahl der Fälle fehlt jede Beziehung der Gastrocnemii mit einem Plantaris, da er völlig vermißt wird. Bei einigen Hylobatiden und beim Schimpanse treffen wir auf ähnliche Verhältnisse wie bei den niedern Affen, indem eine verschiedengradige Verschmelzung beider Muskeln proximal und besonders distal erfolgt ist, wobei der distale Abschnitt

sogar gänzlich verschwinden kann. Eine weitgehende Trennung beider Muskeln, verbunden mit Reduction der Plantarisendsehne, scheint auf einem andern Wege das Verschwinden des Plantaris einzuleiten.

5. *Homo.* Der Ursprung des lat. Gastrocnemius steht in 90% der Fälle in verschieden enger Beziehung mit demjenigen des Plantaris; d. h., daß in 90% nach meinen Erhebungen ein Plantaris vorhanden ist. Wenn wir diese Fälle in Betracht ziehen, so läßt der größte Teil (81%) einen geringen Zusammenhang beider Muskeln erkennen, welcher sich auf den gemeinsamen Ursprung beschränkt (Fig. 31, 32). Die übrigen 19% zeigen eine Verwachsung, wobei eine geringe Verschiedenheit zwischen beiden Extremitäten beobachtet wird. Rechts wird die Verwachsung in 22%, links in nur 15% angetroffen, während die Muskeln in 78 bezw. 85% bis zum Ursprung getrennt sind.

Auf die Verbindung beider Muskeln und das Auftreten einer Zwischensehne sowie einer oberflächlichen Muskelschichte an der Ventralfläche des lat. Gastrocnemius ist bereits bei den Ausführungen über den Bau des letztern hingewiesen worden. Die Ausführungen sind dahin zu ergänzen, daß diese 81% ganz jenem Verhalten bei *Hylobates syndact.* entsprechen, welches eine ausgesprochene Neigung zur Trennung beider Muskeln bekundet. Alle übrigen Fälle scheinen sich durch die verschieden weit reichende Verwachsung an die Zustände der niedern Affen anzulehnen. In 10% fehlt der Plantaris beim Menschen. Es fielen mir zwei Exemplare auf, bei denen der lat. Gastrocnemius am medialen Rande eine eigentümliche Sehnenbildung zeigte; sie hatte große Ähnlichkeit mit derjenigen bei *Ateles*, in welcher ich einen verschmolzenen Plantaris vermutete. Auch bei diesen menschlichen Gastrocnemii dürfte diese Randsehne (Fig. 30) einer Plantarisendsehne entsprechen, da die an ihr inserierenden Muskelbündel ganz die Stelle eines Plantarisbauches einnehmen, den Verlauf eines solchen zeigen und sich leicht vom Gastrocnemius trennen lassen. Wenn die Annahme richtig ist, so stehen die betreffenden Fälle auf der letzten Stufe einer Entwicklungsreihe, welche zum Verschwinden des Plantaris durch Verschmelzung führt.

Im distalen Teile sind die Beziehungen beider Muskeln zueinander ebenfalls verschieden. In 42% verschmilzt die Sehne des Plantaris mit der Achillessehne; sie heftet sich an der Ventralfläche oder am medialen Rande der letztern fest. In 11% erreicht

die Plantarissehne den Calcaneus. In allen übrigen Fällen treten beide Muskeln nicht mehr miteinander in Beziehung. In 3% war der Plantaris unmittelbar nach seinem Übergang in die Endsehne mit dem Soleus verschmolzen. Dieser Zustand war einmal beiderseits, einmal nur einseitig ausgeprägt. Die Plantarissehne trat dabei stets an den medialen Rand des Soleus da heran, wo dieser an der Linea poplitea tibiae angeheftet war.

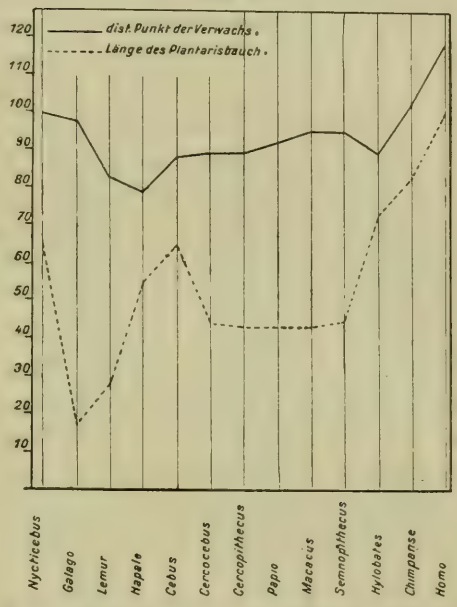
Die Beziehungen des Plantaris zum Gastrocnemius lateralis lassen einerseits ein starkes Bestreben des Plantaris zur Unabhängigkeit erkennen, welches verbunden ist mit der Neigung zu einer vom distalen Teile ausgehenden Rückbildung, sie lassen anderseits eine seltener auftretende, verschieden stark ausgesprochene Verwachsung beider Muskeln vom Ursprung an erkennen. Die Beziehungen sind distal in der Hälfte der Fälle aufrechterhalten; doch befreit sich der Plantaris auch hier mehr und mehr von der Tricepssehne. Die Beziehungen des Plantaris zur Achillessehne beim Menschen sind nur als ein Übergangsstadium einer ursprünglichen Insertion an der Plantaraponeurose zum gänzlichen Verschwinden des Plantaris zu beurteilen. Mit dem Verluste der Angriffspunkte auf die Plantarfascie betritt der Plantaris den Weg der Rückbildung, welcher er entweder durch Verschmelzung mit dem lateralen Gastrocnemius oder durch proximales Hinaufrücken seiner Endsehne unterliegt.

Vergleichen wir die Befunde bei den Primaten miteinander, so fällt vor allem auf, daß sämtliche Affen ein verhältnismäßig einheitliches Verhalten zeigen, das von dem des Menschen sich abhebt. Die Beziehungen beider Muskeln im proximalen Gebiete bekunden sich bei fast allen Affen in einer verschiedengradigen Verwachsung und einer aus ihr hervorgehenden strukturellen Veränderung des lat. Gastrocnemius. Das bedeutet eine große Übereinstimmung der Affen untereinander. Bei *Nycticebus* und *Galago* tritt der Zusammenhang der Muskeln mehr zurück, bei *Lemur* und *Hapale* ist er in der Regel am besten ausgeprägt.

Da eine völlige Trennung beider Muskeln auch bei *Hapale* auftreten kann, so lassen sich die verschiedenen Befunde dahin erklären, daß zwei Entwicklungsrichtungen sich bereits bei Prosimiern und Platyrrhinen geltend machen, welche mit der Reduction des Plantaris zusammenhängen. Sämtliche niedern Catarrhinen zeigen ein übereinstimmendes Verhalten; ihnen schließen sich Schimpanse und ein *Hylobates leuciscus* an, bei welchen beide Muskeln im proximalen und distalen Gebiete vorschmolzen sind. *Ateles* und zwei Exemplare

von *Hylobates* lassen im lateralen Gastrocnemius einen verschmolzenen Plantaris vermuten. Bei ihnen, vor allem bei Orang und Gorilla ist die Reduction am weitesten gediehen. Beim Menschen und beim Gibbon liegt ein Zwischenstadium vor, welches beide Richtungen des Reductionsvorganges erkennen läßt. Letzterer spielt sich beim Menschen fast ausschließlich im Zustande einer völligen Trennung von Gastrocnemius und Plantaris ab, während er im Zustande der Verschmelzung nur andeutungsweise zu erkennen ist. Bei den Hylobatiden herrscht die letztere Entwicklungsrichtung vor.

Fig. 42.



Beziehungen des Gastrocn. lat. zum Plantaris. 1. Distalster Punkt der Verwachsung von Gastr. lat. und Plantaris; 2. Länge des Plantarisbauches. (Gemessen vom Calcaneus zum distalsten Punkt der Verwachsung beider Muskeln bezw. zum distalsten Punkt des Plantarisbauches in % der Tibia-Länge.)

Um die verschiedene Ausdehnung der proximalen Verwachsung zu veranschaulichen, gebe ich auf Fig. 42 die Mittelwerte bei den verschiedenen Species an. Es werden z. T. beträchtliche Variationsbreiten, besonders bei *Hapale* angetroffen, welcher neben sehr weit reichender Verwachsung zweimal einen freien Plantaris besitzt. Im übrigen zeigt die Kurve nur unbedeutende Schwankungen innerhalb der verschiedenen Zustände. Ich habe mit dem Merkmal der proximalen Verwachsung zugleich die Länge des Plantarisbauches in Beziehung zu setzen versucht, um die Ansicht zurückzuweisen, daß eine starke Verwachsung mit einem langen Muskelbauche des Plantaris zugleich auftreten müsse. Beide Faktoren können zuweilen zusammenfallen (*Lemur*); sie können aber auch gerade im entgegengesetzten Sinne zur Geltung kommen (*Cebus*).

VI. Soleus.

1. Ursprung.

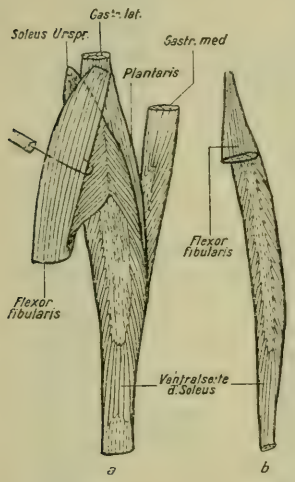
Über den Soleus der niederen Wirbeltiere berichtete ich an Hand der vorhandenen Literaturangaben. Ich komme hier kurz auf die Verhältnisse zurück. Nach E. Glaesmer '08 u. '10 tritt bei den Marsupialiern zum ersten Male eine Bildung auf, in der sie Anfänge eines Soleus vermutet. Ich sehe indessen schon das als lateraler Gastrocnemius bezeichnete Muskelbündel der Monotremen, welches von der Fibula entspringt, als erste Differenzierung eines Soleus an. Bei einigen Insectivoren kommt zuerst ein deutlicher Soleus zur Ausbildung. Dermoptera und Chiropteren ermangeln eines solchen vollständig. Die Edentaten, ausgezeichnet durch eine weitgehende Spezialisierung der beiden Gastrocnemii, haben immer einen wohlausgebildeten Soleus, dessen Ursprung eine distale Ausdehnung an der Fibula, zuweilen auch ein Übergreifen auf die Fascie der Streckseite zeigt. Für *Myrmecophaga jubata* wird sogar ein tibialer Ursprung gemeldet (Glaesmer '08). Bei den Rodentiern ist das Vorhandensein eines Soleus die Regel. Unter den Carnivoren fehlt er bei *Canis* und *Phoca*; *Felis* dagegen besitzt einen solchen mit einem auf die proximale Hälfte der Fibula sich erstreckenden Ursprunge. Bei Ungulaten ist ein Soleus vorhanden; er kann zuweilen allerdings rudimentär genannt werden.

Wir nehmen also bei niederen Wirbeltieren ein Fehlen und erst bei den niedersten Säugetieren den Beginn der Anlage eines Soleus wahr. Letztere kann jedoch unterbleiben oder eine verschiedengradige Ausbildung erfahren. Der Muskel darf zu den progressiven Bildungen gerechnet werden, was auch durch die folgende Untersuchung bei den Primaten festgestellt werden soll.

1. Prosimier: Der Soleus von *Nycticebus* hat seinen Ursprung am Capitulum fibulae gemeinsam mit dem M. flexor fibularis, mit dem er verwachsen ist. Bei einem Exemplar findet sich ein accessorischer Ursprung vom Condylus lat. fem., bzw. vom Sesambein des M. popliteus, welches auf dem Condylus gleitet. Bei zwei Tieren reicht die Verwachsung bis zur Höhe der Verwachsung beider Gastrocnemii herunter; sie ist bei zwei andern Tieren weniger bedeutend (Fig. 43 a u. b). Der Soleus entspringt bei *Galago* (Fig. 44) an der Facies dorsalis des Capitulum fibulae mit flacher und schwacher Sehne, ebenso wie bei den Lemuriden (Fig. 45). Bei einem *L. macaco* erhält er noch einige Sehnenfasern vom Lig. tibio-fibulare.

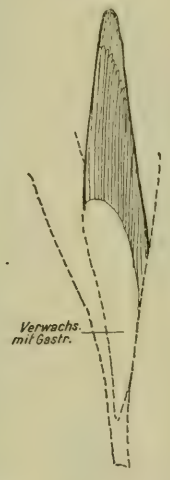
Der Muskel entsteht also bei allen Prosimiern am Capitulum fibulae; er deutet den Zusammenhang mit dem Gastrocnemius lateralis bei einigen Lemuriden durch schwaches Übergreifen sehniger Elemente auf das Lig. tibio-fibulare an. Dieser Zusammenhang ist bei *Nycticebus* einmal durch einen accessorischen Ursprung vom Condylus lat. fem. besonders gut ausgeprägt. Bei *Loris gracilis* soll der Soleus nach Meckel (zitiert von Mivart und Murie '72, S. 79) an der ganzen Fibula, nach Barnard ('75, S. 126) am größern Teile derselben befestigt sein.

Fig. 43.



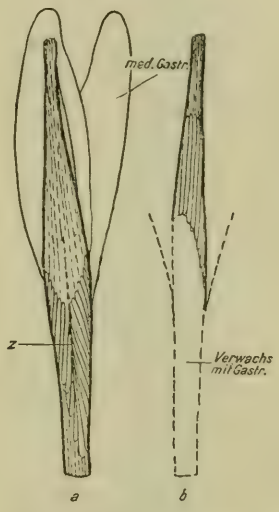
Nycticebus tardigradus. a) Soleus von vorn und etwas medial; die Verwachsung mit dem Flexor fibularis reicht weit distalwärts. b) Soleus von vorn; die Verwachsung ist nur gering. Gr. 1/1.

Fig. 44.



Galago garnetti. Soleus von hinten. Gr. 1/1.

Fig. 45.

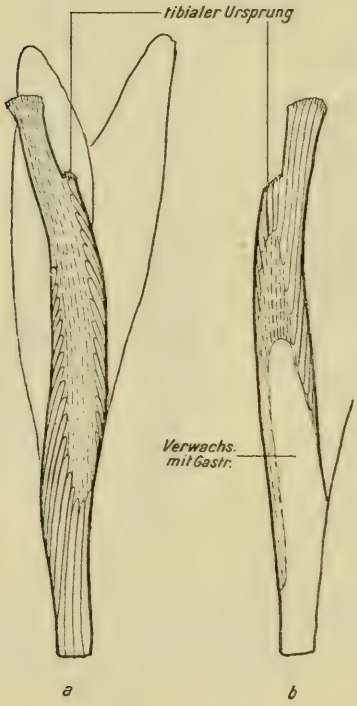


Lemur macaco. a) Ventralseite des Soleus; man beachte die Einlagerung einer Zwischensehne (*z*); b) Soleus von hinten. Gr. 5/8. Die punktierten Linien geben die Lage der Gastrocnemii an.

2. Platyrrhinen: Bei allen Hapaliden entspringt der Muskel mit feiner, platter und langer Sehne von der Rückseite des Capitulum fibulae. Bei *H. jacchus* greifen einige feine Sehnenzüge zum Tibiarande hinauf. Der Soleus der Cebiden kommt in der Hauptsache von der Rückfläche, zum kleinen Teil von der Facies med. capituli fibulae. Bei *C. flavus* ist der Ursprung schmal, aber kräftig und besitzt eine wohl ausgebildete Ursprungssehne (Fig. 47). Bei *C. apella* entspringt der Muskel mit kurzen, kräftigen Sehnenbündeln, die alsbald in fleischige übergehen, so daß der Muskel, von der Dorsalseite gesehen, eher fleischig erscheint. Zu diesem Ursprung

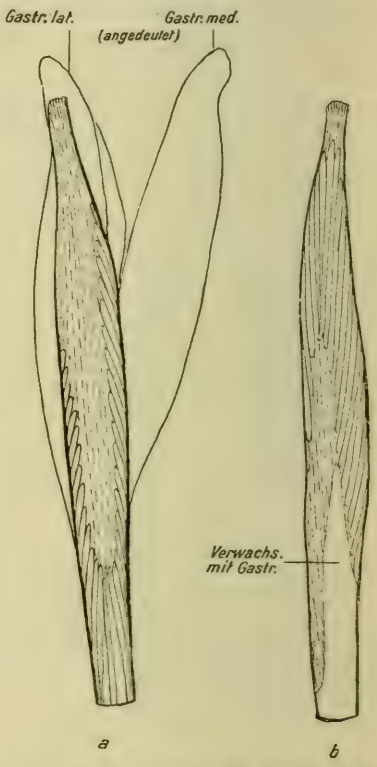
von der Fibula kommen noch ein solcher vom Hinterrande des Condylus tibiae und eine sehnige Verbindung mit dem Lig. tibio-fibulare. Bei einem Exemplar (Fig. 46) war sogar die Andeutung eines kleinen Sehnenbogens wahrzunehmen, der von der Tibia ausging und über die tiefen Nerven und Gefäße sich ausspannte. Bei *Ateles* entspringt der Soleus mit breiter, kräftiger Sehne an der Dorsalfläche

Fig. 46.



Cebus apella. Soleus a) von der Ventral-, b) von der Dorsalseite; man beachte die Andeutung eines tibialen Ursprungs. Gr. 5/6.

Fig. 47.

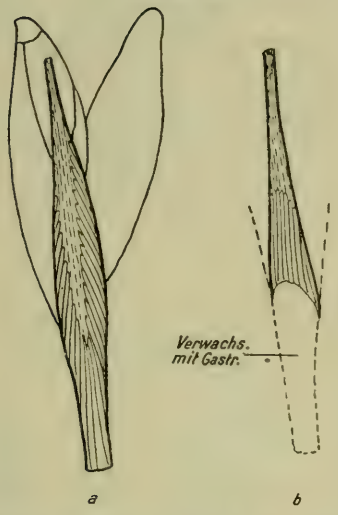


Cebus flavus. Soleus a) von vorn, b) von hinten. Gr. 5/8. Der Soleus entspringt mit wohlausgebildeter Ursprungssehne.

des Capitulum fibulae und ist hier mit dem Ursprung des M. flexor fibularis verwachsen, bei einem Exemplar in der Ausdehnung von 15 mm. Ein nicht unbedeutender Ursprungsteil reicht bei diesem und einem zweiten Exemplar mit kräftigen Faserzügen bis zur Kapsel des Tibio-fibular-Gelenkes und bis zum Hinterrande des Condylus lat. tibiae hinauf.

Der Soleus der Platyrrhinen greift ebenfalls vom Capitulum fibulae häufig auf die Kapsel der Articulatio tibio-fibularis oder sogar

Fig. 48.



Hapale penicillata. Soleus a) von der Ventral-, b) von der Dorsalseite. Gr. 1/1.

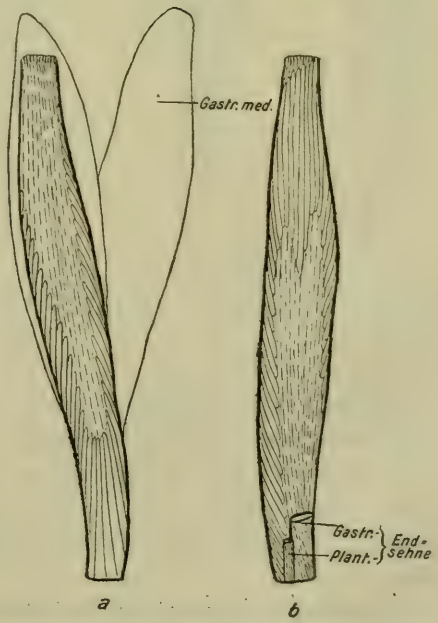
Fig. 49.

Atales ater. Soleus von hinten; eine Zwischensehne (*z*) ist eingelagert. Gr. 1/2.

Fig. 50.

Cynocephalus babuin. Soleus a) von der Ventral-, b) von der Dorsalseite. Gr. 1/2.

Fig. 51.



Macacus cynomolgus Soleus a) von der Ventral-, b) von der Dorsalseite. Gr. 3/4.

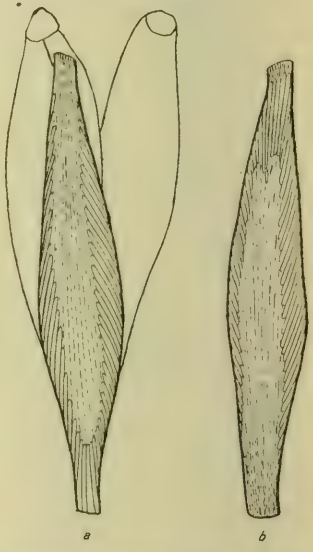
auf den Hinterrand des Condylus tibiae über. Diese Erscheinung deutet auf den früheren Zusammenhang mit dem lateralen Gastrocnemius hin. Als eine Neubildung muß der Befund bei *Cebus apella* angesehen werden, bei dem eine Anheftung an die Tibia in mediodistaler Richtung erfolgt ist.

3. Niedere Catarrhine: Bei allen Papionen (Fig. 50) entspringt der Soleus mit starker Sehne von der Facies med. et. post. des Capitulum fibulae. Bei einem Exemplar von *Cynocephalus babuin*

Fig. 53.

Fig. 52.

Fig. 54.



Cercocebus collaris. Soleus von hinten. Gr. 5/12.

Cercopithecus callithrichus. Soleus a) von der Ventral-, b) von der Dorsalseite. Gr. 5/8.

Semnopithecus maurus. Soleus a) von der Ventral-, b) von der Dorsalseite. Gr. 5/12.

greifen starke Sehnenzüge an die Tibia hinauf, an welcher sie unter dem Rande des Condylus lateralis befestigt sind. Bei einem andern Tiere umgreift die Ursprungssehne teilweise diejenige des Flexor hallucis longus. *Cynoc. hamadryas* zeigt keine Anheftung an der Tibia, *Papio maimon* aber in geringem Maße; letztere Form nimmt dadurch eine Zwischenstellung zwischen *C. babuin* und *C. hamadryas* ein.

Cercocebus. Der Soleus besitzt einen nur schwachen Ursprungskopf am Capitulum fibulae; er besteht aus wenigen Sehnenzügen.

Mittels starker, breiter Sehne entspringt er an der Facies dorsalis tibiae, distal vom Condylusrande und bedeckt vom M. popliteus. Außerdem ist der Soleus durch nicht unbeträchtliche Sehnenzüge am Lig. collaterale fibulare befestigt. Bei den Macacen kommt der Muskel mit breiter Sehne vom Capitulum fibulae, indem er dasselbe von hinten her umfaßt und z. T. vom M. popliteus bedeckt ist. Ein Exemplar besitzt einen bedeutend schmäleren Ursprungskopf des Soleus, außerdem aber einen tibialen Ursprung, indem ziemlich starke Sehnenzüge vom Hinterrande des Condylus tibiae ausgehen.

Cercopithecus. Es besteht nur ein rein fibularer Ursprung; eine lange, dünne Sehne umfaßt das Capitulum fibulae von hinten und etwas medianwärts.

Der Soleus der Semnopithecinen entspringt mit breiter, starker Sehne vom Capitulum fibulae. Außerdem greifen sehnige Elemente auf das Lig. tibio-fibulare, einmal bis an den Hinterrand des Condylus tibiae hinauf. Ein ähnliches Übergreifen auf die hintere Fläche des Condylus lat. tibiae meldet Kohlbrugge ('97, S. 195) für die Semnopitheciden, besonders für *S. nasicus*; er spricht von »einem tibialen Kopfe«.

In der Literatur ist ganz im allgemeinen von einem fibularen Ursprung des Soleus der niedern Affen die Rede. Bei Prosimiern und Platyrrhinen lassen sich aber bei genauer Betrachtung merkliche Verschiedenheiten erkennen. Auch die Befunde bei niedern Catarrhinen zeigen beträchtliche Schwankungen. Neben einem ausschließlich fibularen Ursprung tritt bei *Cercopithecus* noch häufig eine Verbindung mit dem Hinterrand des Condylus tibiae, mit dem Lig. tibio-fibulare oder dem Lig. collaterale fib. auf. Der fibulare Ursprung kann sogar fast ganz durch einen tibialen wie bei *Cercocebus* ersetzt sein. Ein solcher Ursprung ist aber dem in der Literatur oft erwähnten tibialen Ursprung des Soleus nicht homolog. Letzterer bezeichnet einen Ursprung von der Rückfläche der Tibia distal von der Linea poplitea zuweilen mit einer weiten distalen Ausdehnung. Der tibiale Ursprung der niedern Affen stellt hingegen eine vom Capitulum fib. proximalwärts gelegene Befestigung der Ursprungssehne des Soleus dar. Während der erstere fast ausschließlich einen Neuerwerb des menschlichen Soleus darstellt, so ist dieser tibiale Ursprung der Affen anders zu bewerten. Wahrscheinlich ist er ein Überrest der ursprünglichen Verbindung zwischen Gastrocnemius lat. und Soleus. Die Möglichkeit ist aber nicht ausgeschlossen, daß er eine sekundäre Ausdehnung des fibularen Ursprungs in proximaler oder medio-proxi-

maler Richtung ist. Ich möchte mich für erstere Annahme entscheiden.

4. Anthropoide. Hylobatiden: Bei *H. syndactylus* und einem *H. leuciscus* (Fig. 55, 56,58) entspringt der Soleus mit außergewöhnlich langer, schlanker Sehne am Capitulum fibulae, etwas vom Ursprung des Flexor fibularis überwachsen. Auch Deniker '85, S. 169 und Kohlbrugge '90, S. 300 beobachteten nur einen fibularen

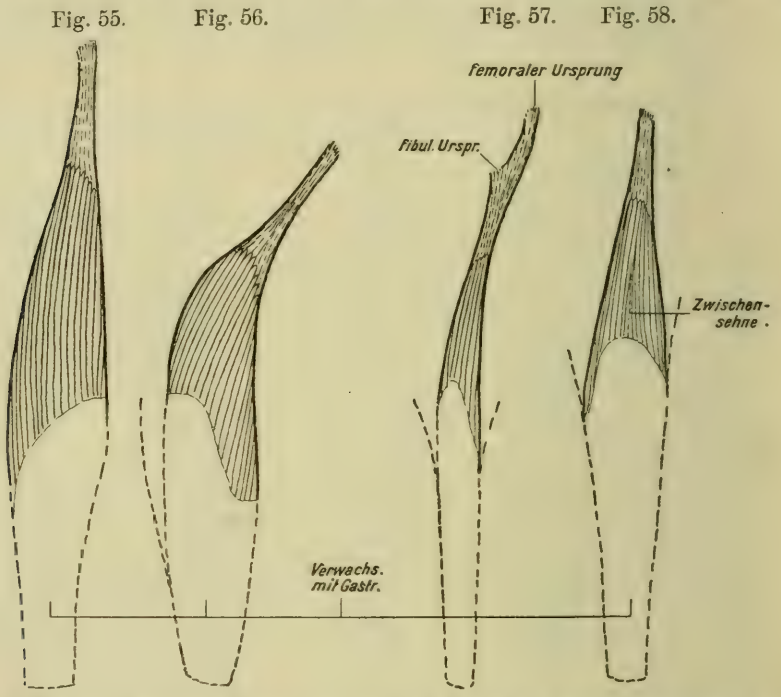
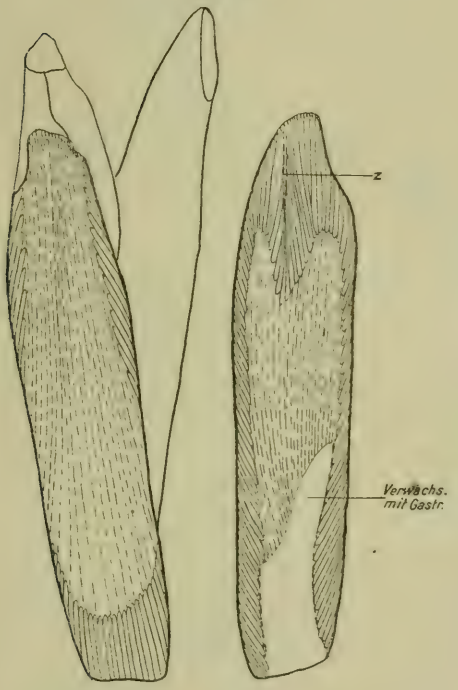


Fig. 55. *Hylobates syndactylus.* Soleus von hinten. Gr. 1/2. Fig. 56. *Hylobates syndactylus.* Soleus von hinten. Gr. 1/1. Fig. 57. *Hylobates leuciscus* Mülleri. Soleus von hinten; die Ursprungssehne zeigt die aufs Femur übergreifende Verlängerung. Gr. 1/2. Fig. 58. *Hylobates leuciscus.* Soleus von hinten. Gr. 1/1.

Soleus-Ursprung bei den Hylobatiden. Ein zweites Exemplar von *H. leuciscus* (Fig. 57), das in verschiedenen andern Merkmalen von den übrigen Hylobatiden abweicht, zeigte einen abnormen Ursprung des Soleus, wie er in der Primatenreihe sonst nirgends vorkam. Eine breite, lange Ursprungssehne heftete sich mit einem medialen Abschnitte am Capitulum fibulae fest, griff von ihm auf die Kapsel der Articulatio tibio-fibulare und auf den Meniscus lat. über; von hier übersprang sie den Ursprung des M. popliteus und erreichte mit sehr kräftiger Sehne den Epicondylus lat. femoris.

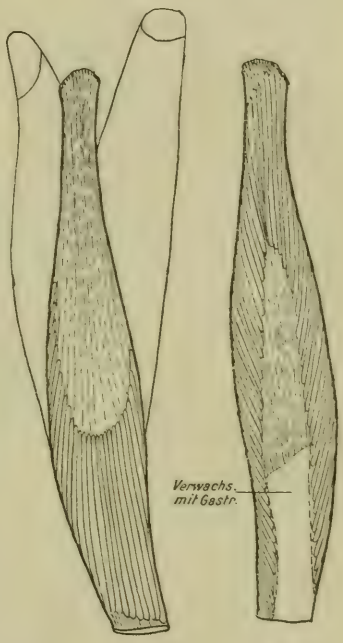
Orang utan. Der Soleus entspringt mit kurzer, ziemlich breiter Sehne an der dorsalen und besonders der ganzen medialen Fläche des Capitulum fibulae. Die Sehne greift mit starken Zügen auf die Kapsel des Tibio-fibular-Gelenks über, bedeckt vom M. popliteus. Ein tibialer Ursprung fehlt. Barnard '75, S. 126, Langer '79, S. 188, Chapman '80, S. 164, Fick I '95, S. 41 und II '95, S. 303 beobach-

Fig. 59.



Schimpanse. a) Soleus von der Ventral-, b) von der Dorsalseite. Der Muskel fällt auf durch seine ungewöhnliche Breite und den fleischigen, breiten Ursprung; man beachte die Einlagerung einer Zwischensehne.

Fig. 60.



Orang utan. a) Soleus von der Ventral-, b) von der Dorsalseite. Ursprungs- und Insertionssehne lassen durch ihre relativ geringe Sehnendeckung sehr lange Muskelfaserbündel erkennen. Gr. 3/4.

teten ebenfalls einen rein fibularen Ursprung. Nach Kohlbrugge '97, S. 195 wurde bei 12 Orangs nie ein tibialer Kopf gefunden. Primrose '99, S. 566 ist der einzige, welcher ein accessorisches Bündel, das mit fadenförmiger Sehne von der Facies post.-lat. tibiae entsprang, wahrnahm.

Schimpanse. Der Soleus kommt fleischig und breit vom Capitulum fibulae her, dasselbe von hinten umfassend. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß der Muskel distal vom Capitulum fib. in der

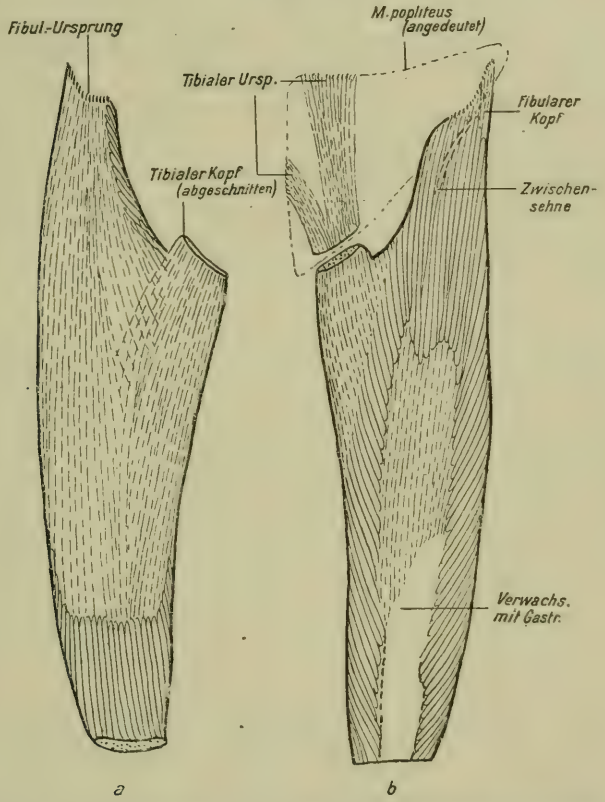
Ausdehnung von 11 mm (= 9,4 % der Fibulalänge) an der Fibula angeheftet ist. Sutton ('84, S. 79) sah den Soleus am proximalen Drittel der Fibula festgeheftet. Nach Kohlbrugge ('97, S. 195) soll dies zuweilen der Fall sein. Fig. 62 zeigt uns dieses Merkmal in Beziehung zu den Verhältnissen am menschlichen Soleus. Andere Autoren (Gratiolet und Alix '66, S. 200, Wilder '61, S. 374, Humphry '67, Champneys '72, S. 198, Chapman '79, S. 56, Fick '95, S. 41 I und '95, S. 303 II) beobachteten nur einen Ursprung vom Capitulum fibulae. Macalister '69 (zitiert von Primrose '99) fand die Spur eines tibialen Kopfes. Nach Kohlbrugge ('97, S. 195) kam bei 14 Fällen dreimal ein tibialer Ursprung vor. Auffallend ist der Befund von Vrolik ('41, S. 23), der folgenden Ursprung beschreibt: »qui part de la surface post. des tubérosités tibiae et par conséquent n'a pas l'insertion oblique du soléaire humain«.

Gorilla. Sehr bemerkenswert ist das Verhalten bei ihm. Mit ziemlich breiter Sehne heftet sich der Soleus an der dorso-medialen Fläche des Capitulum fib. an; proximale Elemente der Ursprungssehne greifen über die Artic. tibio-fibulare bis auf den Hinterrand des Condylus tibiae über. Diesem tibialen Ursprung der Affen gesellt sich beim Gorilla noch ein solcher hinzu, der dem tibialen Ursprung des menschlichen Soleus durchaus homolog ist. Der mediale Teil des Muskels, welcher mit dem fibularen Bauche durch eine Art Sehnenbogen verbunden ist, stellt eine 1 cm breite Sehnenplatte dar, welche sich bis zur Mitte des Unterschenkels am medialen Rande der Tibia anheftet. Distalwärts geht sie in eine dünne Muskelschicht über, die den Anschluß an den fibularen Bauch vermittelt. Ihre Sehnenfasern strahlen proximalwärts auf der Fascie des M. popliteus aus, die lateralen mit divergierenden Fasern bis zum hintern Condylusrand, die medial sich anschließenden mit parallelen Fasern an den medialen Tibiarand. Sie erreichen z. T. den Ursprung des M. tibialis ant., mit dessen Sehnenbündeln sie verwachsen sind. Eine direkte Anheftung an der Tibia, wie sie beim Menschen distal von der Linea poplitea besteht, fehlt. Die mediale Ausdehnung des Ursprungs hat sich also verhältnismäßig oberflächlich über Nerven und Gefäße hinweg vollzogen. Nur am medialen Rande der Tibia hat sich eine direkte Anheftung ausgebildet. Der tibiale Ursprung bei Gorilla bietet eine Übergangsstufe zu dem beim Menschen dar, bei welchem der überaus mächtige tibiale Kopf in großer Ausdehnung einen Skeletursprung sich erwarb. Fig. 61 gibt ein Bild dieses zweiköpfigen Soleus; der tibiale Ursprungsteil ist vom eigentlichen

Muskel abgelöst worden, da ersterer in enger Beziehung zum M. popliteus steht.

Die Literaturangaben lassen sich in zwei Gruppen ordnen: Einige Autoren (Bischoff '70, S. 228 und '79, S. 22, Chapman '78, S. 385) beobachteten nur einen fibularen Ursprung, andere (Macalister '73,

Fig. 61.



Gorilla. a) Soleus von der Ventralseite; der tibiale Kopf ist teilweise abgeschnitten; man beachte die Durchkreuzung der tibialen und fibularen Elemente der Ursprungssehne. b) Dorsalansicht: der tibiale Kopf stellt eine dünne Sehnenplatte dar, deren Ursprungsbündel in zwei divergierenden Partien verlaufen. Gr. 5/8.

S. 505, Deniker '85, S. 161) eine mehr oder weniger große tibiale Anheftung. Nach Kohlbrugge ('97, S. 195) soll unter sieben Gorilla dreimal ein tibialer Kopf wahrgenommen worden sein.

Die Anthropoiden bieten, wenn wir die Ergebnisse zusammenfassen, ohne die in der Literatur verzeichneten Fälle heranzuziehen, ein buntes Bild bezüglich der Ursprungsverhältnisse des Soleus dar. Bei Hylobatiden besteht in der Regel ein rein fibularer Ursprung,

bei Orang ein solcher mit geringem Übergreifen auf die Artic. tibiofibularis. Bei Schimpanse erfolgt eine Anheftung in distaler Richtung, bei Gorilla eine solche medio-distalwärts. Ein *Hylobates leuciscus* zeigt einen starken Ursprung vom Epicondylus lat. femoris. Dieser Befund darf als eine von niedern Zuständen ererbte Varietät angesehen werden, welche für den ursprünglichen Zusammenhang zwischen Gastrocnemius lat. und Soleus Zeugnis ablegt. Er ist im gleichen Sinne wie die verschiedenen tibialen Anheftungen bei den niedern Affen zu deuten. Der tibiale Ursprung von Gorilla ist im Gegensatz hierzu eine progressive Erscheinung; er bildet einen Übergang zu der beim Menschen regelmäßig erfolgten Anheftung an der Tibia. Ebenfalls in der Richtung zum Menschen führt uns der Ursprung des Soleus beim Schimpanse; er ist durch die distalwärts erfolgte Verbindung mit der Fibula gekennzeichnet.

Aus den Angaben der Autoren lassen sich folgende Ergebnisse ableiten: Hylobatiden und Orang bewahren den Typus der niedern Affen durch den fibularen Ursprung und das verschiedengradige Übergreifen auf die Tibia im Sinne des Zustandes bei niedern Affen. Bei Schimpanse und Gorilla erfolgt eine Umwandlung, welche zu den menschlichen Einrichtungen hindeutet. Sie kommt entweder durch eine distale Anheftung an der Tibia (Schimpanse) oder durch die Ausbildung eines tibialen Kopfes (Gorilla) zum Ausdruck. Letzterer Zustand kann in selteneren Fällen auch beim Schimpanse bestehen. Die Behauptung einiger Autoren (Duvernoy '56, S. 92, Rothschuh '88, S. 19, Parson '98, S. 751, Sommer '06, S. 104), daß allen Anthropoiden jeglicher tibiale Ursprung abgehe, widerspricht dem tatsächlichen Verhalten.

5. *Homo.* Ontogenie des menschlichen Soleus: Schomburg '00, S. 47 schreibt über die Befunde am Ende der 6. Woche: »Medianwärts schließt sich in der Flexorenplatte der Soleus an, der etwas nach innen vorspringt und so mit einem Teil seiner Fasern unter den Gastrocnemius zu liegen kommt. Er entspringt am obern Ende der Fibula, medianwärts reicht er nicht über den Rand der Fibula hinaus. Sein distales Ende bildet von der ersten Differenzierung an mit dem Gastrocnemius eine gemeinsame Anlage. Er ist auf frühen Stufen von gleich geringer Größe wie der Gastrocnemius. In der weitern Entwicklung entfaltet sich der Soleus wie der Gastrocnemius mächtig nach der medialen Seite über die hier liegenden Muskeln und den N. tibialis hinweg; dabei greifen seine Ursprungsfasern auf die Tibia über.« Hiernach ist also der embryonale Soleus

ebenfalls ein rein fibularer Muskel, der erst im Laufe der Ontogenie auf die Tibia übergreift. Wir können daher den Zustand, wie ich ihn beim Schimpanse angetroffen habe, als Ausgangspunkt für die Verhältnisse bei *Homo* ansehen, wo der Ursprung sich noch auf das obere Ende der Fibula beschränkt. Der Befund bei Gorilla zeigt bezüglich der medialen Ausdehnung des Ursprungsgebietes einen bedeutenden Fortschritt, der einer spätern Stufe der menschlichen Ontogenie entspricht. Forster '04, S. 122 fand bei einem Papua-Neugeborenen einen schwachen tibialen Ursprung, der nur einige Millimeter distal vom M. popliteus herabreichte. Der betreffende Ursprung soll bedeutend geringer entwickelt gewesen sein, als es für Weiße die Regel ist. Als regressive Varietäten sind alle jene Zustände zu deuten, welche ein Fehlen oder eine Reduction des tibialen Kopfes erkennen lassen (Testut '84, S. 656, Le Double '97, S. 312); sie finden bei Besprechung der Varietäten gebührende Beachtung.

Das Ursprungsgebiet des menschlichen Soleus ist entsprechend der enormen Machtentfaltung desselben ein sehr ausgedehntes. Ontogenie wie Phylogenie sprechen für die Doppelwertigkeit desselben, wobei der fibulare Ursprung im Verhältnis zum neuerworbenen stärkeren tibialen eine geringere Rolle spielt. Letzterer hat durch die erhöhte physiologische Aufgabe des menschlichen Fußes die mächtige Entfaltung erfahren. Die beiden Abschnitte des Muskels werden als »fibularer und tibialer Kopf« unterschieden, obgleich sie durch eine Sehnenbrücke derart verbunden sind, daß die von ihr und von den beiden Unterschenkelknochen entspringenden Muskelbündel eine ungeteilte Fleischmasse darstellen. Der fibulare Ursprung umfaßt das Capitulum fibulae stets von hinten her und dehnt sich auf dessen mediale oder laterale Fläche verschieden weit aus. In der Regel steht auch die Kapsel der Artic. tibio-fibularis mit den proximalen Elementen des Soleus in Beziehung. Ausnahmsweise befestigt sich der Muskel ausschließlich am distalen Teile des Capitulum fibulae (in 1,8 % der Fälle). Eine sehnige Ausbreitung findet nicht selten auf den Ursprung des M. peroneus longus statt, was auch Gegenbaur '03, S. 465 angibt. Ich traf in vereinzelten Fällen den fibularen Kopf in einer Länge von 2 cm mit dem Peroneus long. verwachsen. In wechselnder Ausdehnung befestigen sich die Muskelmassen an der lateralen Seite der Fibula vermittelst verschieden kräftiger Sehnenzüge. Bellini '92 bestreitet zwar, daß die Facies ext. fibulae dem Soleus als Ursprung diene: »cette face de fibula est

libre de toutes insertions musculaires; il n'y a que du tissu cellulaire plus ou moins lâche qui sert d'intermédiaire entre l'os et le muscle«. Demgegenüber läßt sich feststellen, daß die Sehnenzüge von ihrem Ursprung am Knochen auf den Muskel sich fortsetzen, daß sie auf dessen Ventralfläche ausstrahlen, in einigen Fällen sich sogar in die Tiefe des Muskelbauches einsenken und eine Art Zwischensehne bilden (Fig. 67 f). Über den Ausdehnungsgrad des fibularen Ursprungsgebietes im Verhältnis zur Fibula-Länge orientiert die folgende Tabelle:

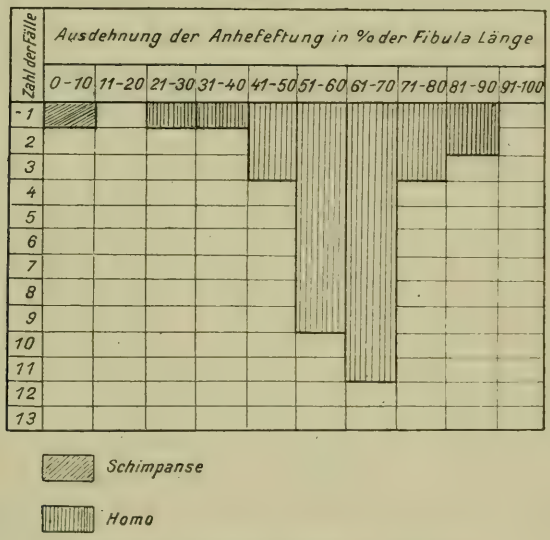
Länge d. fib. Anheftung in % der Fibulalänge	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90
Vorkommen in %	3	3	10	30	37	10	7

Für diese Bestimmungen verfüge ich nur über die Befunde von 30 Exemplaren. Fig. 62 stellt das Verhältnis anschaulicher dar. Auf der Abscisse ist die ganze Länge der Fibula in Abschnitte von je 10 % eingeteilt. Die Länge der Ordinaten entspricht jeweilen der Anzahl der Individuen, die innerhalb von 10 % auf die bezeichnete Längenausdehnung fallen. Die Abscisse gibt somit das Maß der distalen Anheftung, die Ordinate die Häufigkeitsziffer in % an. Wir erkennen daraus, daß der Ursprung in den meisten Fällen über die Mitte der Fibula herunterreicht und nur selten den größten Teil derselben bedeckt. Bei oberflächlicher Betrachtung wird gewöhnlich eine viel geringere Haftfläche wahrgenommen, von der die Angaben in den Lehrbüchern berichten. Erst genaue Messungen stellen den genannten Tatbestand fest. Ich füge noch hinzu, daß ich als Maß für die Fibulalänge die Entfernung des distalsten Punktes des Malleolus later. vom proximalen Endpunkte des Capitulum fib. genommen habe. Der fibulare Ursprung des Soleus von Schimpanse ist mit den Befunden beim Menschen verglichen worden; die geringe distale Ausdehnung des Muskels beim Schimpanse läßt sich als Übergangsstadium von den übrigen Affen zum Menschen erkennen.

Vom Ursprung am Capitulum fibulae aus divergieren die Sehnenbündel zur Facies ventralis solei distalwärts. Die medialen Bündel ziehen dabei fast horizontal medianwärts und geben weiteren Muskelmassen Ursprung. Sie überbrücken Gefäße und Nerven der Kniekehle als Sehnenbogen und treten dann in innige Beziehung zu den von der Tibia entspringenden Sehnenfasern, mit denen sie sich durchflechten (Fig. 63—69). Gruber '78, S. 474 betont, daß der Sehnen-

bogen des Soleus kein besonders fibröser Strang, sondern nur ein Teil des vorderen Sehnenblattes des Soleus sei. Nach ihm repräsentiert der Sehnenbogen ein Teilstück eines elliptischen Ringes, der aus den Sehnenbündeln des fibularen und tibialen Ursprunges des Soleus gebildet sei, verstärkt durch Züge der Fascia poplitea. In der Hälfte der Fälle will GRUBER sogar das aus diesen faserigen Elementen gebildete Segment zum geschlossenen, elliptischen Ringe vereinigt gesehen haben, der das Foramen superius canalis cruropoplitei scharf begrenze. Ich habe eine derartige strukturelle An-

Fig. 62.



Ausdehnung des Soleus-Ursprungs an der Fibula.

ordnung weder als Ring noch als Teil eines solchen, sondern nur als wohldifferenzierten Sehnenbogen ansprechen können. Medial von dessen Anheftung entspringen noch mächtige Muskelmassen von der Linea poplitea tibiae und dehnen sich meist bis unter das zweite Viertel der Tibia aus. Es sei nicht unerwähnt, daß die Fascia cruris besonders im proximalen Teile des Soleus mit dessen Rändern eine innige Beziehung eingeht.

Der Vergleich der Ursprungsverhältnisse des Soleus der Affen mit dem des Menschen zeigt deren außerordentliche Verschiedenheit. Bei den Affen ist das Capitulum fibulae das Hauptanheftungsgebiet, welches sich in verschiedener Weise ausdehnen kann:

1. Sehr häufig (in 50—65% bei den Platyrrhinen, in 30—35%

bei den niedern Catarrhinen, ausgenommen *Cercopithecus*) proximalwärts auf die Tibia oder die Artic. tibio-fibulare, das Lig. collat. fib. bis an den Hinterrand des Condylus lat. tibiae; in seltenen Fällen greift der Ursprung auf den Condylus oder Epicondylus lat. fem. (je bei 1 Exemplar von *Nyctic. tardigradus* und *Hylobates leuciscus*) über. Diese Fälle erinnern an den frühern Zusammenhang von Soleus und Gastrocnemius lat., und unzweifelhaft in dem Sinn, daß der Soleus sich aus dem letztern entwickelt hat, indem ein abgespaltenes Stück vom Femur auf die Fibula gerückt ist. In der weitern Entwicklung hat sich dann aus diesem ein verschieden selbständiger Soleus gebildet, der bis zum Menschen herauf noch Spuren seiner distalen Wanderung bewahrt hat.

2. In seltenen Fällen (einige Prosimier und Schimpanse) befestigt sich der Soleus distalwärts vom Köpfchen der Fibula an deren lateraler Seite.

3. macht sich zuweilen (Gorilla häufig, *Cebus apella* einmal als Varietät) eine medio-distale Ausdehnung geltend.

Während das erste Merkmal einen regressiven Zustand darstellt, sind die beiden letztern als progressive und als Übergangsstadien zum Menschen zu deuten.

Bei *Homo* macht sich das Bestreben immer mehr geltend, von der alten Ursprungsstelle aus, dem Capitulum fib., die bedeutendsten Portionen distalwärts und besonders medio-distalwärts auf die Tibia zu verlagern, so daß der proximale Teil des Köpfchens in besonders hochgradig differenzierten Fällen sogar vom Soleus frei bleibt, während die distale Ausdehnung erheblich zunimmt. Dadurch wird der Soleus als eingelenkiger Muskel von seinen ursprünglichen Beziehungen mehr und mehr entfernt. Gerade diese Erscheinung bestärkt mich in der oben geäußerten Annahme, daß der Soleus aus einem zweigelenkigen Muskel zu einem eingelenkigen sich umgewandelt hat.

Wenn wir die Ursprungsgebiete der drei Muskeln des Triceps surae überblicken, so ergibt sich der laterale Gastrocnemius als derjenige Muskel, welcher seinen alten Platz behauptet, der mediale Kopf als derjenige, welcher in frühen Stadien der Ontogenie neben ihm besteht, bei den niedern Wirbeltieren noch nicht regelmäßig vorkommt und bei den höhern mit seinem Ursprung eine Wanderung medianwärts vollzogen hat. Der jüngste Muskel ist nach den vergleichend anatomischen Befunden der Soleus; er ist in der ontogenetischen Entwicklung des Menschen früh vorhanden, aber noch

in einer Ausdehnung und Entwicklung, welche dem phylogenetisch späten Auftreten entspricht.

2. Muskelbauch.

a) Struktur. Über den Bau des Soleus der Affen liegen in der Literatur eine Reihe von Angaben vor, sie beschränken sich aber meist auf die Aussage, daß der Muskel flach, schmal oder schwach sei. Für die Anthropoiden fehlt selten der Nachsatz, daß er bis zum Calcaneus fleischig sei. LANGER ('79, S. 188) meldet über den Soleus des Orang, daß er »ein spulrunder Muskel ist, nach Abtragung des Gastrocnemiusteiles der Achillessehne eine solche Anordnung des Fleisches zeigt wie der Semimembranosus des Menschen; es sind nämlich seine Fleischfasern schief zwischen eine vom Wadenbein kommende und eine am Fersenhöcker haftende Sehne ausgespannt«. Verschiedene Autoren betonen den großen Unterschied zwischen dem Soleus der Affen und dem des Menschen. Über die eigentlichen strukturellen Verhältnisse finden sich keine Angaben; auch über den sehr eigenartigen Bau des menschlichen Soleus liegen nur wenige eingehende Untersuchungen vor.

Da der Bau des Soleus der Affen von dem des Menschen sehr verschieden ist, so werde ich zuerst den einfach gebauten Muskel der Affen einer Betrachtung unterziehen und nachher den komplizierten Soleus des Menschen aus diesem abzuleiten versuchen. Kurz kann die Beschreibung des Soleus der Affen sein, weil er in der ganzen Reihe der Primaten bis zum Gorilla hinauf kaum wesentliche Verschiedenheiten zeigt. Der Muskel ist durch das obige Zitat (LANGER '79) zum Teil gekennzeichnet. Seine Muskelbündel sind schief zwischen eine vom Capitulum fibulae entspringende und eine am Calcaneus inserierende Sehne ausgespannt. Von der Ursprungssehne, welche die Ventralfläche des Muskelbauches verschieden weit distalwärts bedeckt, verlaufen die Muskelbündel dorsalwärts nach unten zur proximalwärts ausgedehnten Endsehne, welche die Dorsalfläche des Muskels bedeckt. Die Muskelbündel des Soleus schlagen also einen entgegengesetzten Verlauf als diejenigen der Gastrocnemii ein. Ihre Länge wechselt bei den verschiedenen Species je nach der Ausdehnung der Sehnendeckung in der bei den Gastrocnemii (Fig. 34) geschilderten Weise. Wenn der oben erwähnte Soleus des Orang (LANGER) spulrund genannt wird, so mag eine individuelle Abweichung vorliegen. In der Regel ist der Muskel bei allen Affen flach und schmal. Entsprechend der verschieden

ausgedehnten Befestigung am Capitulum fibulae ist die Ursprungssehne bei einigen Species schmäler als bei andern. Sämtliche Prosimier, *Hapale* und *Cebus flavus* zeigen eine schlanke Ursprungssehne; sie ist bei *Ateles*, *Cebus apella*, den niedern Catarrhinen und Anthropomorphen bedeutend breiter. Sämtliche Hylobatiden verhalten sich wie die erstgenannten Arten. Die schmale, schlanke Ursprungssehne ist meistens ziemlich lang, während die breiten Sehnen unterhalb des Ursprungs unmittelbar in den fleischigen Bauch übergehen. Beim Schimpanse entspringt der Muskel gewissermaßen fleischig, so gering ist die sehnige Befestigung am Capitulum fibulae. Es ist bemerkenswert, daß bei den Cebiden auch in diesem Merkmal ein Unterschied besteht zwischen *C. flavus*, welcher zum Verhalten der Prosimier und Hapaliden hinneigt, und *C. apella*, dessen Ursprungssehne nach Art derjenigen der Catarrhinen entwickelt ist. *Ateles* hält sich an den letztern Typus. Die Fig. 44—60 führen uns die Verhältnisse deutlich vor Augen. Ebenso wie die Ursprungssehne zeigt die Endsehne einige geringfügige Unterschiede. Bei allen Affen, ausgenommen *Galago* und *Lemur*, reichen die muskulösen Elemente bis zur Anheftung am Calcaneus; sie heften sich bei niedern Species nur an der Ventralseite der Endsehne des Soleus fest, bei *Ateles* und sämtlichen Anthropoiden auch zu beiden Seiten derselben oder an der vereinigten Tricepssehne, was den Soleus bis zum Calcaneus recht breit erscheinen läßt. Nur *Galago* und *Lemur* besitzen eine eigentliche Soleus-Endsehne; sie verbindet sich mit derjenigen der Gastrocnemii.

Eine noch hervorzuhebende Erscheinung spricht auf den ersten Blick für eine strukturelle Veränderung des Soleus der Semnopithecinen und in geringem Maße auch der übrigen niedern Catarrhinen. Es handelt sich um eine Wulstbildung entweder zu beiden Seiten der Gastrocnemius-Endsehne (Fig. 13 u. 20) oder nur auf deren medialer Seite (Fig. 15); sie ist durch fleischige Elemente des Soleus hervorgerufen. Diese seitlichen wulstförmigen Erhebungen sind die Folge einer starken Einsenkung der Soleus-Endsehne in den Muskel selbst. Die Gastrocnemius-Endsehne paßt sich in die entstandene Vertiefung ein, wodurch die seitlichen Muskelpartien als Erhebungen hervortreten. Eine Veränderung der Struktur liegt also nicht vor.

Wenn schon der Soleus der Affen einen einfachen Bau zeigt, so sind einige geringe Abweichungen hiervon zu verzeichnen. Es treten zuweilen Andeutungen einer verstärkten Sehnenbildung auf. Bei

Ateles, Schimpanse, Gorilla und einem *Hylobates leuciscus* (Figg. 49, 58, 59, 61) findet man auf der Dorsalfläche oberhalb der proximalwärts verlängerten Endsehne eine in die Tiefe dringende feine Zwischensehne eingeschaltet. Bei zwei Exemplaren von *Lemur macaco* (Fig. 45) senkte sich eine solche von der Ventralfläche aus im distalen Drittel des Muskels in die Tiefe des Bauches ein. Diese scheinbar unbedeutende Bildung findet ihr Homologon in der sagittal gestellten Zwischensehne des menschlichen Soleus. Andere Fälle einer Zwischensehnenbildung sind erste Anzeichen einer Vergrößerung der Anheftungsflächen für die vermehrten Muskelbündel; sie sind bescheidene Anfänge einer hochgradigen Spezialisierung, welche dem Soleus des Menschen zu eigen ist.

Ich fasse die Ergebnisse über den Bau des Soleus der Affen zusammen. Der Muskel ist einfach, sein Bauch schlank. Die Ursprungssehne ist bei den meisten Prosimiern, einigen Platyrrhinen und sämtlichen Hylobatiden lang und dünn, bei den übrigen Formen kurz. Der Muskel kann auch fleischig entspringen. Die Endsehne ist nur bei *Lemur* und *Galago* deutlich ausgeprägt. Der Soleus erreicht bei allen übrigen Affen mit fleischigen Partien den Calcaneus Eine Neubildung in der Struktur liegt bei einigen Lemuren, bei *Ateles* und einigen Anthropoiden vor; sie ist durch die Einlagerung einer unscheinbaren Zwischensehne gekennzeichnet, welche eine erste Andeutung an die Verhältnisse des menschlichen Soleus ist.

Im Soleus des Menschen ist der Bau des eben beschriebenen Muskels der Affen kaum wiederzuerkennen. Der zweiköpfige Ursprung läßt ihn durchaus verändert erscheinen, und die Struktur des menschlichen Soleus weist eine erstaunliche Mannigfaltigkeit und Kompliziertheit auf. Henle '71 und Gegenbaur '03 machten nur kurz auf den Aufbau des Muskels aufmerksam. Ich versuchte an Querschnitten, an verschiedenen Stellen angelegt, den Bauplan des Soleus näher kennen zu lernen. Fig. 63—70 mögen zur Erläuterung der folgenden Ausführungen dienen. Die Dorsalfläche des Muskels (Fig. 70) weicht nur wenig ab von derjenigen der Affen. Die Endsehne jedoch ist proximalwärts nahe bis zum Ursprung verlängert und bedeckt fast die ganze dorsale Muskelfläche mit ihren kräftigen Bündeln. Die Ventralfläche bietet aber ein recht verschiedenartiges Aussehen dar. Ich versuchte, die häufigsten Formen im Bilde wiederzugeben. Zahllose Variationen stellen sich als Übergänge von einem Typus in den andern dar. Sehen wir einstweilen von den dem Soleus aufgelagerten Muskelpartien ab, so können

wir die vom Köpfchen und Schaft der Fibula entspringende, glänzende Sehne weit distalwärts verfolgen (Fig. 63); die Elemente der Sehne divergieren besonders stark im proximalen Teil. Ziemlich regelmäßig angeordnete Sehnenzüge laufen dem fibularen Rande des Soleus entlang; ihnen schließen sich tibialwärts breite Sehnenfasern

Fig. 63. Fig. 64.

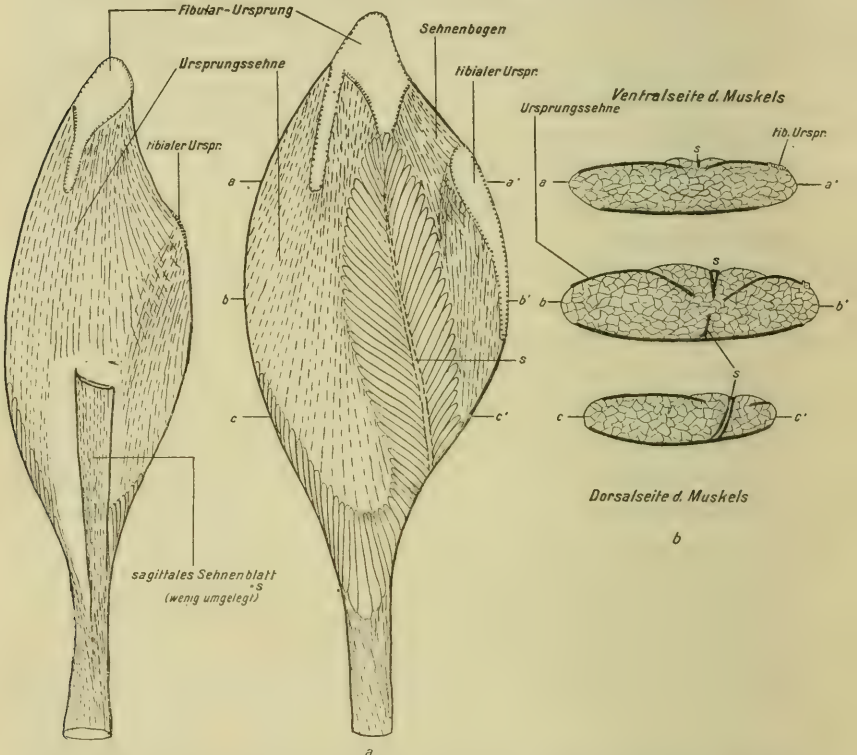


Fig. 63. *Homo.* Soleus von der Ventralseite; der oberflächliche, gefiederte Muskel ist wegpräpariert; der vorliegende Hauptteil des Soleus entspricht dem Soleus de Affen; das sagittale Sehnenblatt (s) ist in seinem distalen Teil erhalten. Gr. 5/18. Fig. 64. *Homo.* a) Soleus von der Ventralseite, häufigster Typus; der doppelt gefiederte Muskel ist stark entwickelt. b) Querschnitte durch denselben Muskel; die fett gezeichneten Linien deuten Sehnen an. Gr. 5/16.

an, die im obern Teil kräftig, distal von der Mitte des Muskelbauches schwächer werden, um sich allmählich zu verlieren. Der tibiale Teil dieser ausgebreiteten Sehne gehört fast ganz dem tibialen Ursprunge des Muskels an und reiht sich unmittelbar an diejenigen Sehnenbündel an, welche bogenförmig vom fibularen Ursprunge median- und distalwärts als Sehnenbogen verlaufen und dabei sich zum Teil durchkreuzen. Diese ansehnlich ausgebreitete Sehne gibt

der Hauptmasse des Soleus den Ursprung: von ihr gehen kurze Muskelbündel unter einem Winkel von 25° (Variationsbreite 16—33°) in die Dorsalsehne über. Der Muskel gleicht soweit, abgesehen von

Fig. 65. Fig. 66.

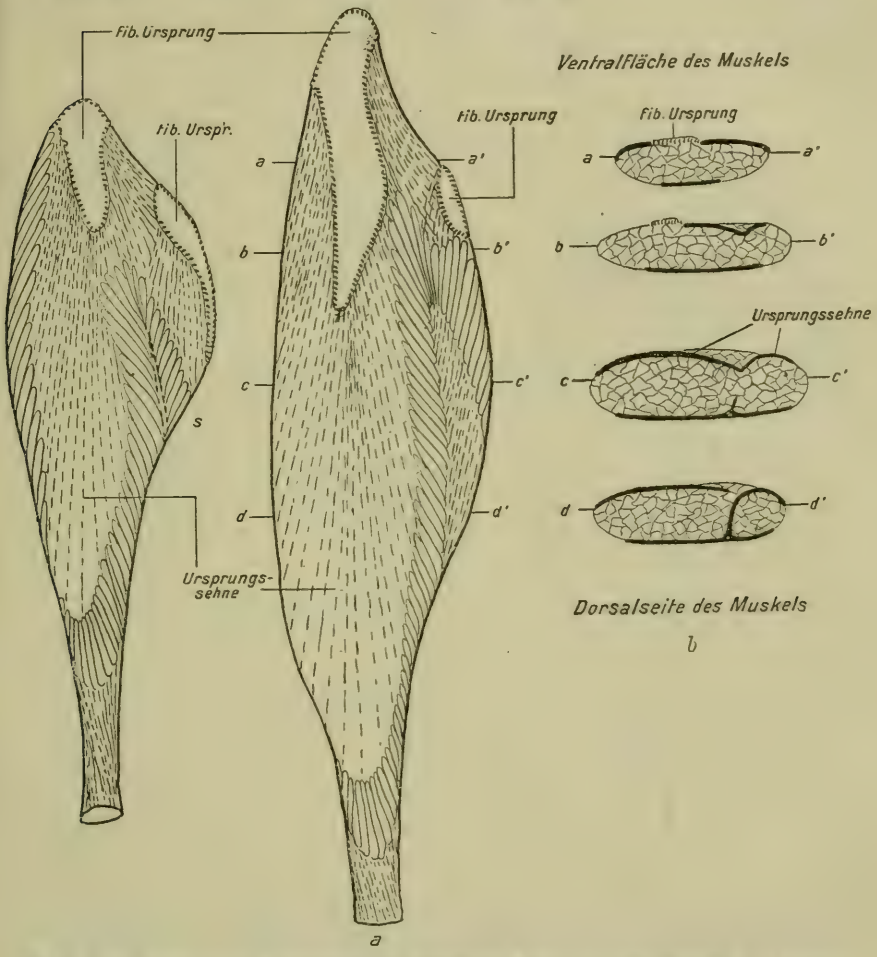
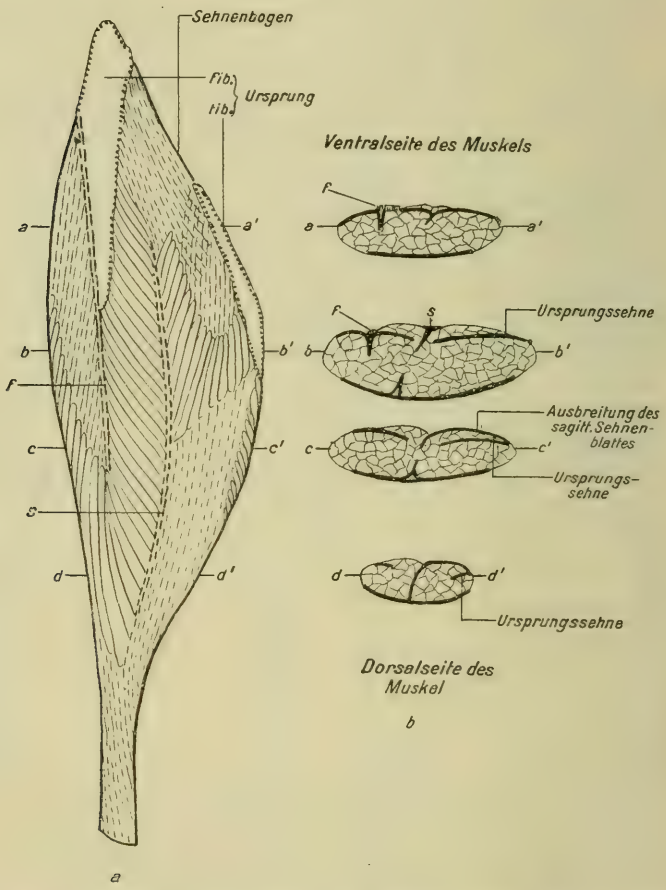


Fig. 65. *Homo.* Soleus von der Ventralseite; der aufgelagerte Muskel ist doppelt gefiedert, aber schwach.
Fig. 66. *Homo.* a) Soleus von vorn, b) Querschnitte desselben. Die Ursprungssehne tritt in Beziehung zum sagittalen Sehnenblatt der Insertionssehne. Übergangsform vom Soleus der Affen zu den vorigen Typen. Die fetten Linien bezeichnen Sehnen. Gr. 1/3.

seiner beträchtlichen Breite und Dicke, ganz demjenigen des Gorilla, und abgesehen vom tibialen Ursprung auch dem der übrigen Affen. Nun kommt aber beim Menschen stets ein verschieden breiter und kräftiger, doppelt gefiederter Abschnitt noch hinzu, welcher einen

großen Teil der Ventralfläche bedeckt. Fig. 64 zeigt eine sehr häufig vorkommende Form. Der gefiederte Abschnitt beginnt meistens direkt unterhalb des fibularen Ursprungs, entspringt an der Ventralfläche der beschriebenen Oberflächensehne, an welcher beiderseits

Fig. 67.



Homo. Soleus a) Ventralseite, b) Querschnitte. Vom fibularen Ursprung dringt ein Sehnenblatt in die Tiefe (*f*); das sagittale Sehnenblatt (*s*) tritt mit der Endsehne in Beziehung, auf der Ventralseite läuft es in eine oberflächl. Sehne aus; dieser Typus stellt einen weit differenzierten Zustand dar. Gr. 1/3. Die fetten Linien bedeuten Sehnen.

eine mehr oder weniger breite Randpartie frei bleibt. Die Muskelbündel verlaufen auf jeder Seite je unter sich parallel und inserieren an einer sagittal gestellten Sehne. Diese tritt in der Mitte des Bauches oder etwas höher auf, liegt anfangs oberflächlich und senkt sich distalwärts in die Tiefe des Bauches ein, um im untern Teil

in Beziehung zur dorsalen Endsehne zu treten. Sie erscheint im weitern Verlauf distalwärts als sagittale Ausbreitung der letzteren und geht ungefähr in der Mitte des queren Durchmessers aus dieser hervor; doch kann sie sich auch dem lateralen oder medialen Rande mehr nähern. Eine Gesetzmäßigkeit ließ sich hierin nicht feststellen. Fig. 69 zeigt den nicht seltenen Fall, wo die sagittale Sehne

Fig. 68. Fig. 69. Fig. 70.

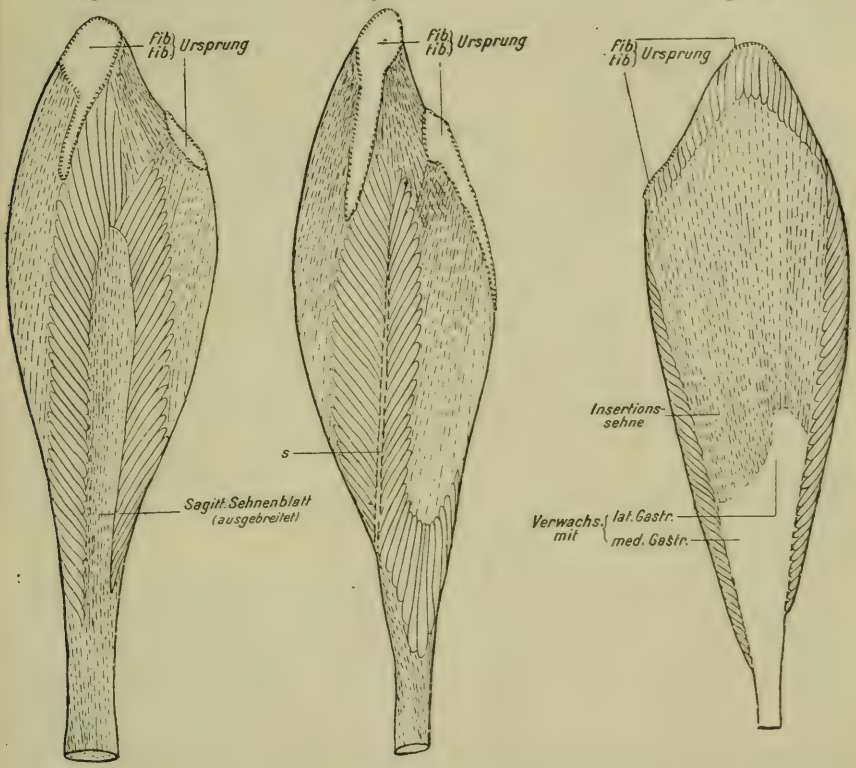


Fig. 68. *Homo.* Soleus in der Ventralansicht. Das sagittale Sehnenblatt hat sich zu einer Oberflächensehne ausgebreitet. Fig. 69. *Homo.* Soleus von vorn. Das sagittale Sehnenblatt tritt auf der fibularen Seite auf. Fig. 70. *Homo.* Soleus in der Dorsalansicht. Die Insertionssehne bedeckt fast den ganzen Muskel. Gr. 3/10.

stark fibularwärts verlagert ist; die übrigen Verhältnisse sind die gleichen wie die zuvor beschriebenen. Der freie Rand der sagittalen Sehne ist meistens verdickt; er stellt zuweilen einen dicken Strang dar, der auf der Ventralseite des Soleus als breite, runde Sehne sichtbar ist. Daneben sind auch Fälle anzutreffen, bei welchen die Sehne über der Vorderfläche des Muskels sich noch ausbreitet

(Fig. 68), ohne scharf begrenzt zu sein. In einem extremen Falle (Fig. 67) bedeckte sie die distale Hälfte des Muskels bis zum medialen Rand und hörte in der Mitte des Bauches als sehnige Ausbreitung plötzlich auf. Henle '71 und Gegenbaur '03 erwähnen diese Zwischensehne; letzterer läßt (S. 465) den Soleus durch die in ihn eingesenkte Sehne in zwei Portionen geteilt sein, d. i. in eine mediale und eine laterale Portion. Nach sorgfältiger Ablösung dieses gefiederten Muskelabschnittes bleibt der zuerst beschriebene Teil, der dem Soleus der Affen gleich gebaut ist, bis auf seinen distalen Teil vollständig unversehrt zurück. Derselbe ist beim Menschen nur dadurch etwas verändert, daß seine Endsehne mit der Sehne des gefiederten Abschnittes in Beziehung tritt. Die aus der tibialen und fibularen Randpartie der ventralen Ursprungssehne hervorgehenden Muskelbündel greifen unabhängig von dieser sekundären Bildung verschieden weit distalwärts herab bis zur Anheftung an der Endsehne. Zweimal erreichten die Muskelfasern den Calcaneus, blieben einmal bis auf 1 cm von ihm entfernt. Diese Fälle stellen eine Annäherung an die Anthropoiden dar, deren Soleus bis zum Calcaneus fleischig bleibt. Da der Soleus distal die Gastrocnemii an Breite bedeutend übertrifft, so überragt er diese oder deren Endsehne zu beiden Seiten und inseriert mit einem Teile seiner Muskelbündel an deren medialem und lateralem Rande. Man findet die geschilderte Struktur des Soleus am häufigsten. Erwähnenswert sind einige, ebenfalls nicht seltene Befunde.

Der gefiederte Muskel kann bedeutend schwächer sein; die sagittale Sehne ist dann nur gering entwickelt. Fig. 65 gibt einen solchen Soleus wieder. Er weicht in seinem Bauplane durchaus nicht von dem vorher beschriebenen ab. Einen einfacheren Bau bieten diejenigen Muskeln dar (Fig. 66), deren ventrale Oberflächensehne, welche wir von den Affen her kennen, sich ein wenig in die Tiefe senkt und distalwärts unter allmählicher sagittaler Ausbreitung mit der Endsehne in Beziehung tritt. Der aufgelagerte Muskelabschnitt ist hier ziemlich dünn und nur einfach gefiedert. Dieser Typus sollte dem zuerst beschriebenen eigentlich vorangestellt werden; denn er kann als Übergangsform zum Soleus der Affen betrachtet werden. Eine Andeutung an diesen Zustand fanden wir bei zwei Lemuren, bei denen die Ursprungssehne distal eine Einsenkung in die Tiefe aufwies. Beim Menschen ist die Einsenkung im betreffenden Falle so weit gediehen, daß sie mit der dorsalen Sehne in Beziehung getreten ist, und daß auf ihrer Ventralseite andere

Muskelbündel Anheftung gefunden haben. Dieser Typus ist eine Reminiszenz an den Entwicklungsgang, welchen der menschliche Soleus zurückgelegt hat. Eine andere Form des Soleus beim Menschen läßt eine hochgradige Spezialisierung erkennen (Fig. 67). Dieser Typus verrät die Neigung des menschlichen Soleus zu einer weiteren distalen Ausdehnung längs der Fibula und führt zu progressiven Bildungen. Bei ihnen verbreiten sich die fibularen Ursprungssehnenbündel nicht nur wie gewöhnlich auf der Oberfläche des Muskels als Ursprungssehne weiter distalwärts, sondern dringen zugleich noch in die Tiefe des Muskelbauches als sagittal gestelltes Sehnenblatt (*f*) ein. Dieser progressive Typus ist nicht häufig.

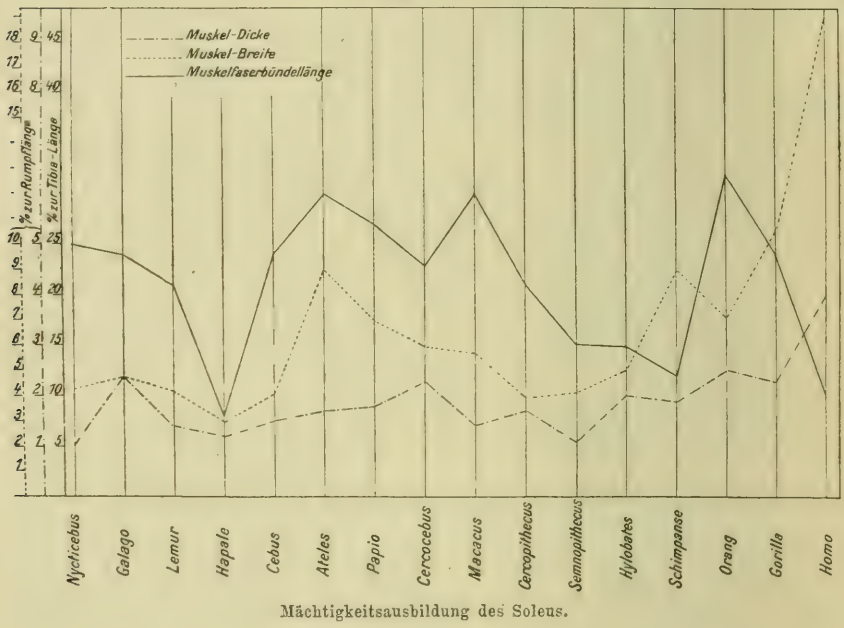
Ich fasse die Ergebnisse zusammen. Wir sind imstande, den Soleus des Menschen von dem der Affen abzuleiten. Die Einlagerung einer Zwischensehne, die vermehrte Anheftung von Muskelbündeln auf der Ventralseite der Ursprungssehne sowie die Sehnenbildung vom fibularen Ursprunge aus lassen den menschlichen Soleus in weitgehender Weise spezialisiert erkennen. Der tibiale Ursprung verändert die Struktur des Muskels nicht erheblich; die Bildung eines Sehnenbogens ist eine Folge. Im Soleus des Gorilla ist eine Zwischenform gegeben, welche die durch den tibialen Ursprung hervorgerufenen Veränderungen, ohne die andern strukturellen Neuerwerbungen des menschlichen Soleus, zeigt.

Daß schwerwiegende Ursachen einer so gewaltigen Umgestaltung im Bau eines Muskels zugrunde liegen müssen, ist ohne weiteres verständlich. Sämtliche beim Menschen hinzugetretenen Veränderungen streben einem Ziele zu: der Vermehrung der muskulösen Elemente. Es tritt durchweg das Bestreben zutage, kurze Muskelbündel am Aufbau des Soleus sich beteiligen zu lassen. Neben der zunehmenden Mächtigkeit des Muskels macht sich damit die Entwicklung zu einer extremen Kraftentfaltung geltend. Wir dürfen für die eigenartige strukturelle Ausbildung des Soleus den aufrechten Gang des Menschen zum großen Teil verantwortlich machen.

b) Mächtigkeitsentwicklung. Ebenso groß wie die Unterschiede des Soleus der Affen und des Menschen in den Ursprungsverhältnissen und der Struktur sind, ebenso auffällig unterscheidet sich der menschliche Soleus vom Muskel der Affen hinsichtlich dreier Merkmale, welche seine Machtentwicklung betreffen. Fig. 71 möge unsere Ausführungen veranschaulichen. Die größte Dicke des Muskels schwankt bei den Affen nicht erheblich: sie ist ziemlich gering, mit Ausnahme vielleicht von *Galago*, bei welchem eine unbedeutende

Breite und eine beträchtliche Bündellänge der mächtigen Ausbildung gegenüberstehen. Bei *Homo* besteht eine sprunghafte Zunahme der Dicke und der größten Breite des Muskels. Diese kann, geringe individuelle Abweichungen bei niedern Affen und *Hylobates* abgerechnet, gleichfalls als dürftig bezeichnet werden. *Ateles* scheint durch einen sehr breiten Soleus gemeinsam mit Schimpanse und Gorilla sich den Verhältnissen bei *Homo* zu nähern. Die größten Unterschiede bieten die Befunde der Bündellänge dar. Sie ist im allge-

Fig. 71.



Mächtigkeitsausbildung des Soleus.

meinen bei den Affen ziemlich groß, nur bei *Hapale* außerordentlich kurz. Bei ihm muß die geringe Zahl der Bündel die Kürze derselben ausgleichen; denn der Muskel ist außerordentlich schmal und dünn. Dasselbe gilt wohl in geringerem Maße für *Semnopithecus* und *Hylobates*, welche durch verhältnismäßig kurze Muskelbündel günstigere Bedingungen für die Springfunktion erhalten. Schimpanse und Gorilla leiten durch eine erhebliche Zunahme der Breite des Muskels und durch Verkürzung der Faserbündel zum Zustand des menschlichen Soleus über, welcher in allen drei Faktoren sich sehr erheblich von dem der Affen unterscheidet. Die gewaltige Machtzunahme, der strukturelle Ausbau und die vermehrten Ursprungs-

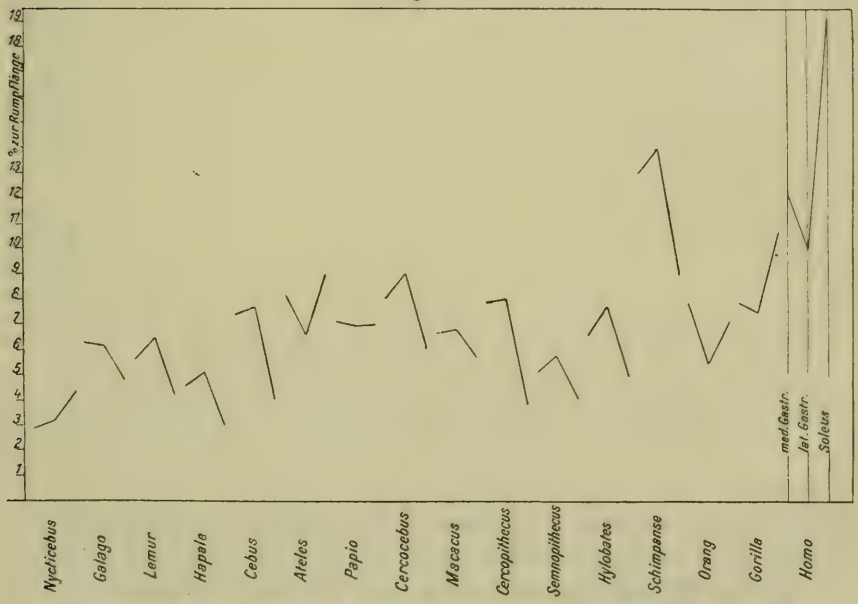
gelegenheiten weisen dem menschlichen Muskel eine ganz besondere Stellung zu.

Ich sehe von einer eingehenden Schilderung der drei die Stärke des Soleus bedingenden Faktoren bei den einzelnen Species ab und werde nur an der Hand einiger graphischer Darstellungen mehr zusammenfassend darstellen, wie jedes einzelne dieser drei Merkmale in der Primatenreihe sich an den beiden Gastrocnemii sowie an diesen in Beziehung zum Soleus sich verhält. Wir erhalten dadurch ein einheitliches Bild von der Mächtigkeitsausbildung des Triceps surae der Primaten.

3. Mächtigkeitsentwicklung der beiden Gastrocnemii unter sich und zum Soleus.

Fig. 72 veranschaulicht die Breitenentwicklung der einzelnen Muskeln bei den verschiedenen Species. Jede einzelne Figur

Fig. 72.

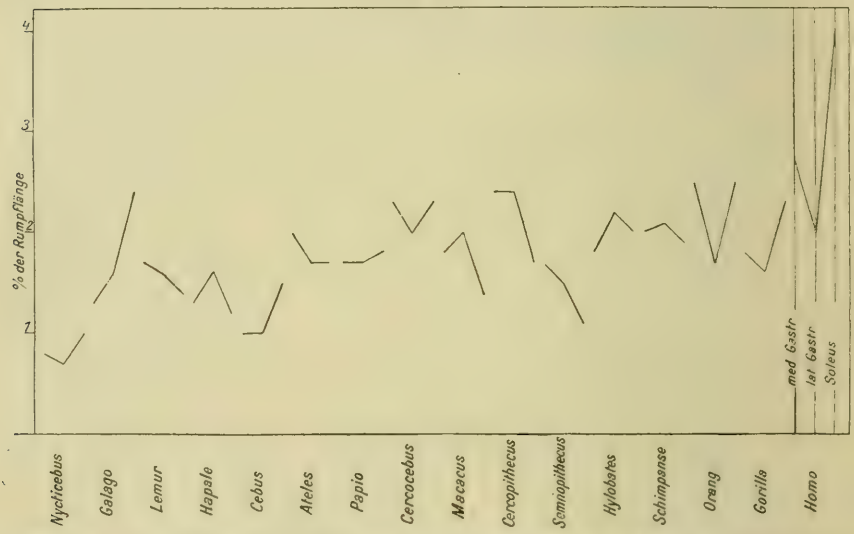


Muskelbreite. Jeder Winkel bezeichnet das Breitenverhältnis der drei Muskeln bei einer Species. Der Endpunkt des linken Schenkels gibt, auf einer Ordinate errichtet, das Maß des medialen, der Scheitelpunkt des Winkels dasjenige des lateralen Gastrocnemius, der Endpunkt des rechten Schenkels das des Soleus an.

bezeichnet durch drei Punkte die größte Breite des medialen und des lateralen Gastrocnemius und des Soleus. Die drei Maße wurden je in Prozenten zur Rumpflänge auf den Ordinaten abgetragen. Bei fast allen niedern Affen zeigt die Linie, welche die beiden Punkte

der beiden Gastrocnemii verbindet, durch ihr verschieden starkes Ansteigen, daß der laterale Gastrocnemius den medialen an Breite übertrifft. *Ateles*, Orang und Gorilla nähern sich darin dem Menschen, der ein umgekehrtes Verhalten aufweist. Letztere zeigen auch bezüglich der Ausbildung des Soleus gegenüber den Gastrocnemii ein ganz abweichendes Verhalten in der Kraftentfaltung. *Homo* steht mit seinem in jeder Beziehung mächtigen Soleus an erster Stelle. Gorilla und *Ateles* bekunden ebenfalls deutlich ein Überwiegen des Soleus. *Nycticebus* scheint teilweise eine gleiche Entwicklung eingeschlagen zu haben, obschon die äußerst schwachen Muskeln bei

Fig. 73.

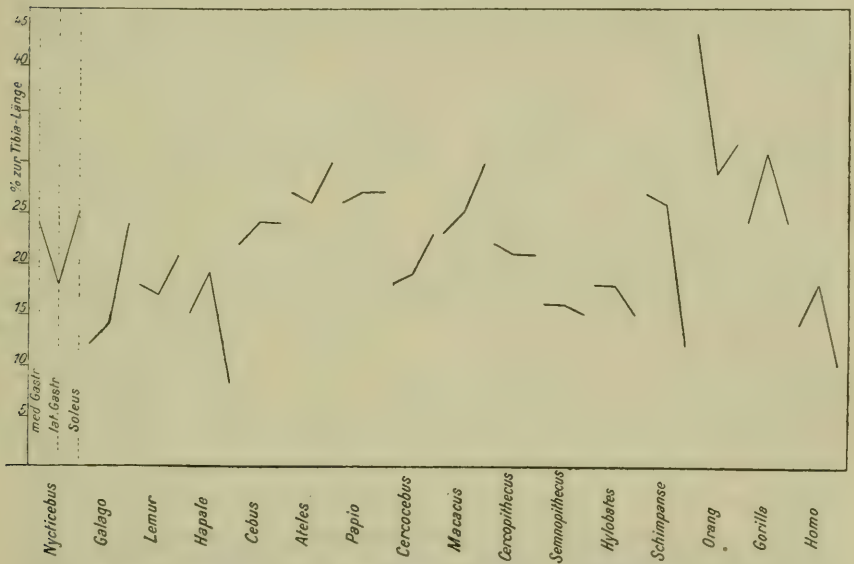


Muskeldicke. Jeder Winkel gibt ein Bild über das Dickenverhältnis der drei Muskeln bei einer Species. Bezeichnungen wie bei Fig. 72.

ihm sonst nur wenig Übereinstimmendes mit jenen Formen zeigen. *Hylobates* und Schimpanse besitzen noch ganz den Charakter niederer Affen. Der laterale Gastrocnemius erfährt bei ihnen die stärkste, der Soleus die schwächste Ausbildung. Mit der Breitenentwicklung fast Hand in Hand geht diejenige der größten Dicke (Fig. 73). Der laterale Gastrocnemius der niederen Affen ist meistens dicker als der mediale. *Nycticebus* und *Ateles* einerseits, Orang und Gorilla andererseits schließen sich wieder den Entwicklungsverhältnissen von *Homo* an. Bei allen überwiegt der mediale Kopf an Dicke, bei *Homo* allerdings in erheblich verstärktem Maße. Es zeigt sich zuweilen aber auch bei den niederen Affen eine verschieden große Annähe-

rung des lateralen Kopfes an den medialen bezüglich der Entwicklungsstärke; in einigen Fällen kommen sie einander gleich, so bei *Cebus* und *Papio*. Solchen kleinen Differenzen liegen vielleicht individuelle Verschiedenheiten zugrunde. Ich gehe nicht näher auf dieselben ein. Die beiden andern Faktoren, Breite und Bündellänge, müssen zur Dicke der Muskeln in Beziehung gebracht werden; denn nur aus der Kombination dieser drei maßgebenden Merkmale läßt sich ein bestimmtes Urteil über die Mächtigkeit der einzelnen Muskeln abgeben. Die Bündellänge hat vor allem einen großen

Fig. 74.



Länge der Muskelfaserbündel. Jeder Winkel gibt ein Bild vom Verhalten dieses Merkmals bei den drei Muskeln einer Species. Bezeichnungen wie bei Fig. 72.

Einfluß auf die zu leistende Muskelkraft. *Nycticebus* läßt deutlich eine Prävalenz der Bündellängen am lateralen Kopfe erkennen. *Lemur* und *Ateles* zeigen diesen Zustand in schwächerem Maße. Bei den übrigen Affen verhalten sich beide Gastrocnemii oft gleich. Der laterale Kopf kann, z. B. bei *Hapale*, längere Bündel aufweisen; er führt aber in der Regel die kürzeren. Wenn dies nicht der Fall ist, so wird eine allfällig vermehrte Leistung der kürzeren medialen Bündel durch größere Breite oder Dicke des lateralen Kopfes kompensiert. Nur Gorilla zeigt in jeder Beziehung eine vollständige Verschiebung größter Stärkeentwicklung vom lateralen auf den me-

dialen Gastrocnemius, wie sie beim Menschen vollendet ist. Sie geht bei diesem Hand in Hand mit der erworbenen Prävalenz des tibialen Fußgebietes und der Reduktion oder der Entlastung des fibularen Gebietes (Wiedersheim '08, S. 146).

Daß der laterale Kopf des Menschen längere Bündel als der mediale besitzt, deckt sich mit einer Beobachtung von Chudzinski '94, S. 498, welcher die distale Ausdehnung der Ursprungssehne am Gastrocnemius lat. geringer als am medialen gefunden hat. Der Autor hat die Befunde nur durch absolute Zahlen belegt, so daß sie hier für einen Vergleich unbrauchbar sind.

Fig. 74 bringt die verschiedene Bündellänge der einzelnen Muskeln bei den untersuchten Species zur Anschauung. Was die Ausbildung beider Gastrocnemii gegenüber dem Soleus anbelangt, so fällt die große Ähnlichkeit des Zustandes von *Hapale* mit dem des Menschen auf. Was aber für beide Gastrocnemii erwähnt worden ist, gilt auch hier: die geringe Volumsentfaltung bringt den Soleus trotz der kurzen Muskelbündel in weiten Abstand gegenüber dem menschlichen Soleus. Schimpanse steht bezüglich der Breiten- und Dickenentwicklung des Soleus hinter dem des Menschen weit zurück; bei ihm ist der Soleus durch außerordentlich kurze Muskelbündel zu kraftvoller Leistung befähigt. Schimpanse schließt sich hierin an Gorilla und an den Menschen an. Orang nimmt eine besondere Stellung unter den Anthropomorphen ein. Außerordentlich lange Faserbündel sind bei ihm dem ganzen Triceps surae, besonders dem medialen Gastrocnemius eigen; sie befähigen zu keinen großen Kraftleistungen, was sich auch in der schwachen Breitenentwicklung ausdrückt. Bei den niederen Catarrhinen herrschen ziemlich übereinstimmende Verhältnisse der Bündellängen des Soleus und der Gastrocnemii. *Hylobates* schließt sich ihnen in allen Merkmalen an. Andere Einzelheiten können aus den Fig. 72—74 entnommen werden.

Über die Verhältnisse der Ausbildung der Gastrocnemii und des Soleus läßt uns die Literatur im Stiche. Alle darauf bezüglichen Bemerkungen sind unmethodisch und erläutern nichts. So schreiben z. B. Mivart und Murie '72, S. 78, daß beide Gastrocnemiusköpfe bei den Lemuroidea ziemlich gleich stark seien und Wilder '61, S. 374 berichtet nur: Gastrocnemius und Soleus des Schimpansen seien dünner als die des Menschen. Ähnliches berichtet Duvernoy '56, S. 92 über die Anthropomorphen, Barnard '75, S. 126 über Orang. Champneys '72, S. 198 meldet das Gegenteil: der Gastrocnemius von Schimpanse sei ebenso ausgebildet wie beim Menschen. Rothschuh '88,

S. 20 behauptet, daß der laterale Kopf aller Affen schwächer sei als der mediale, indessen ich für die niederen Affen das Gegenteil habe nachweisen können. Für Rothschuhs Behauptung liegt allerdings nur das Untersuchungsmaterial von fünf Affen zugrunde, wovon zwei auf die niederen entfallen. Es liegt noch eine große Reihe anderer Angaben vor (Meckel '28, Mivart und Murie '65, S. 250, Gratiolet und Alix '66, S. 200, Bischoff 70, S. 228, Bischoff '79, S. 22, Kohlbrugge '90, S. 300, Hepburn '92, S. 337, Chudzinski '94, S. 497, Kohlbrugge '97, S. 194, Glaesmer '10). Überall fehlt das Eingehen auf einen Vergleich der Volumsentfaltung mit den Verhältnissen der Struktur. Eine Mitteilung von Macalister '73, S. 505 verdient noch erwähnt zu werden. Sie beruht vermutlich auf Wägungsversuchen. Nach ihm ist der Soleus

a) bei Gorilla stärker als die Gastrocnemii, im Verhältnis von 31 : 29,

b) bei Schimpanse schwächer als die Gastrocnemii, im Verhältnis von 14 : 17.

Da ich keine Wägungen der einzelnen Muskeln vorgenommen habe, so kann ich dies Ergebnis nur locker an die meinigen anreihen. Immerhin scheint dasselbe mit den von mir festgestellten Befunden sich im Einklange zu befinden.

Muskelgewicht: Für die Bestimmung der Stärkeentwicklung der einzelnen Muskeln wären Wägungen derselben gewiß angebracht gewesen. Allerdings hätten die absoluten Zahlen nicht miteinander verglichen werden können. Das hätte bei den verschiedenen Konservierungsmethoden keinen großen Wert gehabt. Alter, vorausgegangene Krankheiten, sowie wechselnder Wassergehalt der Präparate würden ebenfalls die Resultate beeinflußt haben. Aber das Gewichtsverhältnis der einzelnen Muskeln an ein und demselben Individuum unter sich und das Totalgewicht, in Beziehung zum Körpergewicht gebracht, könnten wertvolle Ergänzungen zur Beurteilung der Entwicklungsstärke geben. Da mir solche Feststellungen nicht zur Verfügung stehen, so begnüge ich mich damit, auf einige in der Literatur erwähnten Tatsachen hinzuweisen. Weber '51, S. 68 stellte zuerst das hohe Gewicht des Triceps surae fest; auf Weber stützten sich in ihren Untersuchungen Langer '79 und Fick '95 (I). Langer '79, S. 200 vergleicht das Gewicht beider Gastrocnemii und des Soleus bei einem kräftigen und einem mageren Mann, ferner bei Kindern verschiedenen Alters und beim Orang. Fick '95, S. 59 gibt in etwas anderer Zusammenstellung diese aufgenommenen Be-

funde wieder. Beide Autoren stellten fest, daß der Triceps surae des Menschen mit den übrigen Streckern des Fußes eine ungleich mächtigere Ausbildung besaß als der Muskel beim Orang. Während bei einem kräftigen Manne mit dem Körpergewicht von 64 kg der Triceps surae 675 g wog, d. i. 1,05 % des Körpergewichtes, betrug beim erwachsenen Orang mit einem Körpergewicht von 76,5 kg das Gewicht von Soleus und Gastrocnemius nur 125 g, d. i. 0,16 % des Körpergewichtes. Ein Irrtum Rankes '11, S. 510 sei bei dieser Gelegenheit berichtigt. Er hat der Tabelle von Fick obige Gewichtsbestimmungen entnommen. Da Ranke das Gewicht der Wadenmuskulatur von 675 g beim Menschen und 125 g beim Orang in 6,75 kg und 1,25 kg umgesetzt hat, so kommt er zu dem erstaunlichen Resultat, daß die Tricepsmuskeln beim Menschen 10,5 %, beim Orang 1,6 % des Körpergewichts ausmachen. Das Gewichtsverhältnis des Triceps surae beim Menschen und Orang, welches sich in diesem Fall wie 1,05 : 0,16 verhält, gibt einen schlagenden Beweis für die enorme Entwicklung desselben beim Menschen. Nach meinen Untersuchungen über die Mächtigkeit des Triceps surae in der Primatenreihe darf man annehmen, daß in der Mehrzahl der Fälle ähnliche Verhältnisse vorliegen werden, wie sie für Orang festgestellt sind. Schimpanse und Gorilla werden den Orang durch ein höheres Gewicht übertreffen. Ranke '87, S. 459 führt nach Aeby Ähnliches an, was das Gesagte nur bestätigen kann. Die Wadenmuskeln, in Beziehung zur Gesamtmuskulatur des Unterschenkels gebracht, ergeben nach Ranke:

beim Menschen 57 %,
- Schimpansen 36 %,
- Orang 28 %.

Von Interesse für die Funktion der Muskeln ist die von Fick '95, S. 59 ermittelte Tatsache, daß der Soleus bei Abmagerung des Individuums viel weniger an derselben Anteil nimmt, als der Gastrocnemius, welcher in erster Linie an Gewicht verliert. Ich verweise auf die Tabellen von Langer '79 und Fick. Auf Ähnliches deutete Bloch '09, S. 91 durch die Aussage hin, daß der größte Umfang der Wade bei Abmagerung sich proximalwärts verschiebe. Meine Messungen (Fig. 1) stimmen damit überein.

Ich fasse die Hauptergebnisse zusammen, welche die Mächtigkeitsausbildung des Triceps surae in der Primatenreihe betreffen:

1. Der laterale Gastrocnemius ist in der ganzen Primatenreihe geringen Schwankungen unterworfen. Er ist bei den Affen verhältnis-

mäßig mächtiger entwickelt als beim Menschen. Ein accessorischer Muskel bringt ihm bei den Affen meistens eine erhebliche Verstärkung.

2. Der mediale Gastrocnemius erfährt eine verschiedene Ausbildung. Bei den niederen Affen ist er meistens schwächer als der laterale Kopf. Seltener sind beide gleich. Die Anthropomorphen zeigen eine etwas kräftigere Ausbildung des medialen Muskels. Beim Menschen ist daraus ein bedeutendes Übergewicht des medialen über den lateralen Gastrocnemius hervorgegangen; ersterer ist in jeder Beziehung der stärker entwickelte Muskel.

3. Der Soleus des Affen unterscheidet sich erheblich von dem des Menschen durch seine einfache Struktur und die bedeutend schwächere Entwicklung. Der Soleus des Menschen hat eine sehr hochgradige Spezialisierung erfahren, welche sich nur aus einer stattgehabten, weitgehenden Funktionssteigerung verstehen läßt.

4. Der Triceps surae und an ihm insbesondere der Soleus zeigen daher bezüglich der Entfaltung ihrer Muskelmassen im ganzen eine ziemlich große Übereinstimmung bei den niederen Affen. Diese sind durch eine weite Kluft vom Menschen getrennt. Die Anthropoiden nähern sich den Verhältnissen bei *Homo*.

4. Insertion des Soleus; Beziehungen zu den Gastrocnemii.

Nach den Ausführungen über die Ursprungsbeziehungen zwischen Soleus und den Gastrocnemii ist der Zustand der Vereinigung des Soleus mit dem Gastrocnemius ein ursprünglicher. Wenn bei einigen niederen Säugetieren, z. B. bei Edentaten (Glaesmer '10), eine Trennung besteht, so handelt es sich um einen weitgediehenen Zustand der Differenzierung, der sich auch bei einigen Primaten vollzogen hat. Über die Befunde bei letzteren liegen in der Literatur zahlreiche, nicht immer genaue Angaben über die Höhe der Verwachsungsstelle der Muskeln vor. Für die Anthropoiden gilt fast immer die Bemerkung, daß die fleischige Insertion des Soleus sich zum Calcaneus ausdehne (Duvernoy '56, Gratiolet und Alix '66, Wilder '61, Champneys '72, Barnard '75, Bischoff '79, Rothschuh '88, Kohlbrugge '90, Fick '95, Kohlbrugge '97, Sommer '06, Glaesmer '08 und '10). Angaben über die menschlichen Verhältnisse stammen von Testut '84, Chudzinski '94, Le Double '97, Bloch '09 her.

Bezüglich der Verwachsung des Soleus mit den beiden Gastrocnemii bei den Primaten möchte ich vor allem auf zwei Punkte näher eingehen: 1. darauf, ob sie gleichzeitig erfolge, oder ob sie

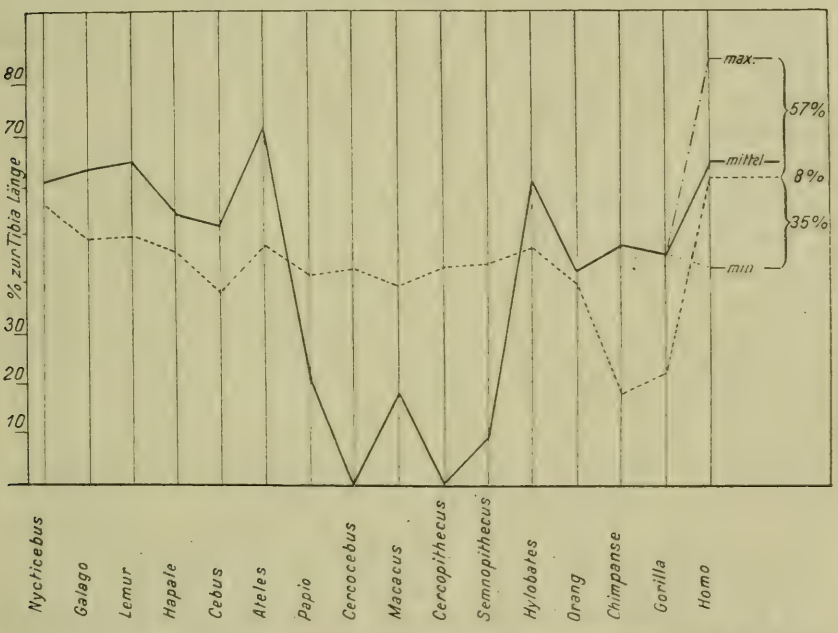
vorzugsweise zuerst mit dem lateralen oder dem medialen, oder ob sie mit dem einen oder anderen in vermehrtem Maße erfolge; 2. in welcher Höhe die Verwachsung bei den einzelnen Species stattfindet.

Was den ersten Punkt anbelangt, so verhält sich die ganze Primatenreihe ziemlich einheitlich, *Ateles* und die Hylobatiden ausgenommen. Bei denjenigen Formen, bei denen überhaupt von einer eigentlichen Verwachsung gesprochen werden kann, tritt der Soleus zuerst mit dem lateralen Kopf in Verbindung; diese geht verschieden steil auf den medialen Kopf oder die mediale Sehne über. Bei *Nycticebus* beschränkt sich die Verwachsung auf den lateralen Bauch; bei *Galago* und *Cebus*, besonders *Cebus apella*, treten neben dem äußeren Kopfe nur die lateralen Elemente der medialen Sehne mit dem Soleus in Beziehung. *Lemur* und *Hapale* zeigen ein ähnliches Verhalten. Die niederen Catarrhinen, welche bezüglich der Höhe der Insertion eine Sonderstellung einnehmen, zeigen nur in geringem Maße eine Verfilzung mit Elementen der lateralen Gastrocnemiussehne, welche auf der Ventralseite inseriert. Anthropomorphe und *Homo* nähern sich in ihrem Verhalten den Prosimiern und Platyrrhinen: die Verwachsung beginnt am lateralen Gastrocnemiusbauch, beim Menschen zuweilen auch mit dessen Sehne, und geht medio-distalwärts auf den medialen Bauch oder auf dessen Endsehne über. Barnard ('75, S. 126) schreibt zwar, daß bei Orang »the internal head of gastrocnemius and soleus unite as in man by the distal third of their external edges«. Ich möchte die Richtigkeit dieser Angabe besonders darin bezweifeln, daß die Verwachsung den äußeren Rand des Soleus betreffe, da ein solches Verhalten durchaus der gewöhnlichen Lage desselben widerspricht. Nur bei *Ateles* und einem *Hylobates syndactylus* beginnt die Insertion ausschließlich am medialen Kopf; sie greift hier allmählich auf die laterale Seite über und in geringem Maße auch distal vom Übergange des Bauches auf die Endsehne. Eine Erklärung für dieses Verhalten vermag ich nicht zu geben; es ist um so eigenartiger, als die beiden Exemplare von *Hylobates syndact.* (Fig. 55 u. 56) entgegengesetzte Zustände aufweisen.

Was den zweiten Punkt, die Höhenlage der Verwachsung betrifft, so gliedern sich die verschiedenen Primaten in zwei scharf getrennte Gruppen: einerseits in die Prosimier, Platyrrhinen, Anthropoiden und Mensch, andererseits in die niederen Catarrhinen. Bei diesen sind die Befunde kurz folgende: der Soleus kommt z. T. gar nicht zur Verschmelzung mit der Gastrocnemiussehne, z. T. nur in

geringer Ausdehnung, was bei den Papionen und Macacen der Fall ist, bei denen ein wenig über dem Calcaneus eine schwache Durchflechtung zwischen Sehnenbündeln des Soleus und Gastrocnemius (lat.) festgestellt werden kann, und eine völlige Trennung beider ohne Verletzung des Sehnengewebes nicht möglich gewesen ist. Die niederen Catarrhinen lassen hiernach eine weitgediehene Differenzierung erkennen, die teilweise zum Abschluß gelangt ist. Ihnen gegenüber stehen die übrigen Primaten, bei denen die Teilung in

Fig. 75.



Höhe der Verwachsung der Gastrocnemii mit dem Soleus ——; distalster Punkt der Gastrocnemiusbäuche - - - - -.

einen gesonderten Soleus mehr oder weniger weit fortgeschritten ist. Fig. 75 gibt ein Bild von der Höhenlage der Verwachsung, welche von der Umbiegestelle des Calcaneus zur Planta gemessen, in Prozenten zur Tibialänge ausgedrückt ist. Um zugleich festzustellen, ob die Verschmelzung den Gastrocnemiusbauch oder dessen Sehne betrifft, ist durch eine weitere Kurve der distalste Punkt des Muskelbauches bezeichnet worden. Ein einigermaßen bedeutendes Auseinanderweichen beider Kurven wird also angeben, daß die Verwachsung noch den fleischigen Teil des Gastrocnemius betroffen hat, und umgekehrt. Die Prosimier zeigen eine hohe Verwachsung, *Hapale*

und *Cebus* eine etwas geringere. *Ateles* hat den ursprünglichen Zustand, d. i. eine weitgehende Verschmelzung bewahrt und weist auch in diesem Merkmal eine Übereinstimmung mit den Hylobatiden auf. Die Anthropomorphen scheinen durch eine bedeutende Selbständigkeit des Soleus dem hohen Differenzierungszustande der niederen Catarrhinen sich anzuschließen. Angaben in der Literatur (Duvernoy '56, Sutton '84, Kohlbrugge '97) bestätigen dies.

Bei sämtlichen bisher besprochenen Primaten sind die Zustände sehr gleichartig. Bei *Homo* aber liegen die Verhältnisse, bedingt durch eine außerordentlich große Variationsbreite, anders. Im Mittel weichen sie von dem Befunde bei Prosimiern und Platyrrhinen nicht ab. Die stärkste Verwachsung übertrifft jedoch bei weitem die höchste Vereinigung der Muskeln bei *Ateles*, die tiefste erreicht das durch Orang gegebene Minimum. Neben den Fällen dieser enormen Variationsbreite mögen folgende noch Erwähnung finden: Testut ('84 S. 65) meldete von einem Neger eine getrennte Insertion des Soleus (zitiert nach Bankart, Pye, Smith and Philips); er fand ferner in einem Fall die Verwachsung des Soleus erst 2 cm über dem Calcaneus. le Double ('97 S. 305) »a constaté le même conformation à droite et à gauche, sur une Angolaise«. In 57% geschieht die Verwachsung noch im fleischigen Teil der Gastrocnemii und liegt in 8% an der distalen Grenze des lateralen Muskelbauches. Diese Fälle lassen sich in die Entwicklungsrichtung, welche die Platyrrhinen, Prosimier und z. T. die Anthropoiden eingeschlagen haben, einordnen. Bei vielen Individuen ist die Teilung des Soleus von den Gastrocnemii so weit fortgeschritten, daß die Verwachsung nur noch auf die Gastrocnemiussehne trifft; 35% der Fälle nähern sich somit in ihrem Verhalten demjenigen der niederen Catarrhinen. In dieser Erscheinung spricht sich die erworbene, größere Freiheit des Gastrocnemius aus, welcher als zweigelenkiger Muskel selbständiger auf die Beugung im Kniegelenke zu wirken vermag.

Der Vollständigkeit halber sind auf Fig. 76 die Höhen der Verwachsung der beiden Gastrocnemii und des Soleus mit diesen zusammengestellt. Man erkennt, daß die beiden Zustände durchaus nicht zusammenfallen. Mit Ausnahme von *Nycticebus* und *Ateles* ist die Neigung zu weitgehender Trennung zwischen Gastrocnemii und Soleus deutlich ausgesprochen; die Gastrocnemii jedoch bewahren den Zustand einer ausgesprochenen Verschmelzung.

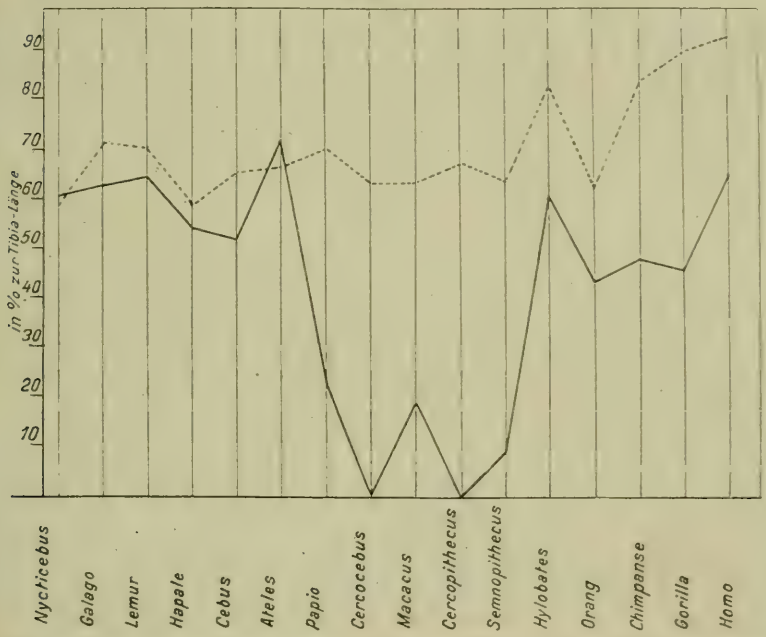
Unsere Darstellung hat gezeigt, daß der Soleus in erster Linie

mit dem lateralen Gastrocnemius verwächst, und daß die Verschmelzung medio-distalwärts weiterschreitet.

In der distalen Fortsetzung der Sehne liegt nun ein großer Unterschied zwischen den Anthropoiden einerseits und den niederen Affen anderseits; *Homo* hat sich auf besondere Weise spezialisiert.

Bei niederen Affen und bei *Hylobates leuciscus* inserieren die distalen Muskelpartien des Soleus ausschließlich an der Ventralseite der Gastrocnemius-Endsehne, bei den Anthropoiden, ausgenommen

Fig. 76.



Höhe der Verwachsung der beiden Gastrocnemii unter sich - - - - - -; Höhe der Verwachsung der Gastrocnemii mit dem Soleus ——

Hylobates leuciscus, und bei *Ateles* außerdem zu beiden Seiten derselben bis zur Anheftung am Calcaneus. Es ist bemerkenswert, daß *Hylob. syndactylus* ein gleiches Verhalten wie die Anthropomorpheu aufweist, während *Hylob. leuciscus* den niederen Affen sich ähnlich zeigt. Vermöge der verschiedenen Insertionsverhältnisse ist die gemeinsame Endsehne aller drei Muskeln bei Prosimiern und Platyrrhinen schlank gebaut und hat bei den Anthropoiden das Aussehen einer in die Muskelmasse eingesenkten Sehne erhalten. Bei *Homo* inserieren zu beiden Seiten der Gastrocnemius-Endsehne immer noch bedeutende Muskelmassen mehr oder weniger weit distalwärts; die

Bündel der vereinigten Sehne convergieren aber so stark distalwärts und greifen dabei mehr in die Tiefe als in die Breite über, daß die Tricepssehne sehr schlank genannt werden kann. Die schmalste Stelle liegt ca. 3 cm über dem Tuber calcanei; sie differiert individuell nicht stark, nach CHUDZINSKI '94 auch nicht bei den verschiedenen Rassen. Von der schmalsten Stelle verbreitert sich die Sehne gegen den Calcaneus hin, wo sie an der ganzen Breite des Tuber inseriert. Eine ähnliche Verjüngung der Sehne und nachherige distale Verbreiterung finden sich nirgends bei den Affen.

Der allgemein übliche Begriff »Achillessehne« kann nur auf die Verhältnisse der menschlichen Tricepssehne Anwendung finden. Es bedarf aber auch hier einer genaueren Bestimmung, welches Stück dazu gerechnet werden darf. Die Verwachsung des Soleus mit den Gastrocnemii beginnt in 35%, wie wir gesehen haben, erst unterhalb der Muskelbäuche. Diese Fälle lassen uns die »Achillessehne« genauer präzisieren. Sie fällt auf »den Teil der Gastrocnemiussehne, welcher mit dem Soleus verschmolzen ist«. Der proximale Abschnitt derselben, welcher bis zum distalen Ende der Muskelbäuche reicht, ist als »selbständiges Stück der Gastrocnemiussehne« von einer Achillessehne auszuschließen (s. Fig. 29). Aus den Insertionsverhältnissen des Soleus ergibt sich, daß die Bezeichnung Achillessehne für die Affen nicht gut anwendbar ist, am ehesten noch für *Galago* und *Lemur*. Wegen der geringen oder fehlenden Verwachsung des Soleus mit dem Gastrocnemius kann für niedere Catarrhinen von einer Achillessehne keine Rede sein. Der eigenartige Bau der Soleusinsertion bei Anthropoiden und bei *Ateles* läßt für sie die Anwendung dieses Namens ebenfalls unangebracht erscheinen.

Man kann der allgemein üblichen Auffassung sich anschließen, daß der Soleus in die Endsehne der Gastrocnemii übergehe. Immerhin ist es nicht ganz unberechtigt, von einer Anheftung der Gastrocnemii an der Endsehne des Soleus zu sprechen. Die Verhältnisse an menschlichen Präparaten berechtigen dazu. BELLINI '92 hat nicht ganz unrecht, wenn er schreibt: »Le tendon d'Achille n'est pas du tout formé par la fusion des aponévroses des jumeaux, mais il appartient exclusivement au m. soléaire; de sorte que le tendon d'Achille est le tendon terminal du soléaire, et sert comme point d'appui aux aponévroses bien qu'aux fibres des m. jumeaux. Cela est évident chez le foetus.« Die tiefen Insertionen des Soleus, jene oben angegebenen 35%, könnten hierfür angeführt werden. Auch

bei Affen, bei *Lemur* und besonders deutlich bei Gorilla, lagen die Verhältnisse ebenfalls so, daß man eigentlich von einer Anheftung der Gastrocnemii an den Soleus sprechen mußte.

5. Insertion des Triceps surae.

Die Insertion der gemeinsamen Endsehne des Triceps surae, d. i. der Gastrocnemii und des Soleus (nied. Catarrhinen), am Calcaneus erfolgt ohne Ausnahme in der Weise, daß die Sehnenfasern des medialen Gastrocnemius dorso-lateral von denen des lateralen inserieren. Unmittelbar vor denen des lateralen Kopfes, ebenfalls bis an den medialen Rand des Calcaneus reichend, inserieren die Elemente des Soleus, mehr oder weniger innig mit der Endsehne der Gastrocnemii verbunden. Fett und lockeres Bindegewebe füllen den Raum zwischen der gemeinsamen Sehne und den tiefer gelegenen Muskeln aus, beim Menschen reichlicher als bei den Affen, da beim ersteren das Tuber calcanei relativ und absolut weiter dorsalwärts vorragt. Der Schleimbeutel (Bursa tendinis calcanei, Achillis) ist bei allen Primaten zwischen Sehne und Tuber calcanei zu finden. Bei niederen Wirbeltieren ist wohl noch ein direkter Übergang der Gastrocnemiussehne in die Planta zu konstatieren; er geht aber mit der starken Ausbildung des Calcaneus früh verloren. Parson ('94 S. 415) will bei einem 5 monatigen Embryo noch eine Verbindung des Soleus mit dem M. flexor brevis beobachtet haben. In wenigen Fällen ist selbst noch bei den Primaten, besonders bei niederen Catarrhinen, in der Struktur der den Calcaneus dorsal deckenden Sehne eine Anordnung der Elemente zu erkennen, welche auf eine früher weitergehende Ausdehnung hindeutet. In der Regel gehen aber die sehnigen Bestandteile am Calcaneus in eine für die makroskopische Betrachtung scheinbar homogene Masse über, und eine besondere Anordnung läßt sich nicht mehr erkennen. Die erwähnten, vereinzelten Fälle, sowie die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen haben mich bewogen, den Meßpunkt für das distale Ende der Sehnen auf die Stelle am Calcaneus zu verlegen, welche den Übergang der dorsalen in die plantare Fläche bezeichnet. Sie entspricht nach meiner Ansicht eher als das proximale Ende des Tuber calcanei der wirklichen Insertionsstelle des Triceps surae. Bei sämtlichen niederen Affen ist die Dorsalfläche des Calcaneus überhaupt nicht mit der Insertionssehne verwachsen; diese setzt sich vielmehr erst am Unterrande des Knochens fest. Eine dorsale Verwachsung findet sich erst bei den Anthropoiden und deutlicher beim Menschen, reicht

aber auch hier nicht über die distalen zwei Drittel der dorsalen Calcaneusfläche herauf.

Nach Lazarus ('96 S. 61) »läßt sich oft an der Rückfläche der Hacke ein stumpfer, annähernd querer First nachweisen, der eine obere von einer unteren Fläche scheidet; diese ist die eigentliche Insertionsfläche«. Hiernach wäre auch an der distalen Anheftung des beim Menschen in allen Teilen mächtigen Triceps surae eine Differenzierung geschaffen, ähnlich den früher erwähnten Cristae am Ursprung beider Gastrocnemii. Richet (zitiert von le Double '97 p. 306) meint, daß die Achillessehne bei Negern und anderen niederen Rassen weniger stark verwachsen als beim Weißen sei: »ce qui tient au prolongement plus considérable du muscle en arrière«. Dieses Merkmal ist vielleicht als eine Annäherung an die Befunde bei anderen Primaten anzusehen.

Ich fasse die Ergebnisse über die Verwachsung des Soleus mit den Gastrocnemii und deren gemeinsamer Insertion am Calcaneus im Folgenden zusammen.

1. Der Soleus verwächst bei fast allen Primaten, wenn überhaupt eine Verwachsung stattfindet, zuerst mit dem lateralen Gastrocnemius. Die Verwachsung greift von hier aus verschieden weit auf den medialen Kopf über. Nur *Ateles* und zuweilen *Hylobates syndactylus* zeigen ein umgekehrtes Verhalten.

2. Die Höhenlage der Verwachsung variiert sehr erheblich. Während die Verwachsung bei den höchstgradig differenzierten niederen Catarrhinen entweder unterbleibt oder nur distale Partien betrifft, so ist sie bei den Prosimiern, Platyrrhinen und Hylobatiden eine beträchtliche. Bei Anthropomorphen liegt eine etwas größere Trennung der Muskeln vor. *Homo* scheint sich in der Mehrzahl der Fälle an den ursprünglichen Zustand, an eine weitgehende Verschmelzung der Bäuche zu halten. Daneben findet man aber häufig eine stark ausgeprägte Tendenz zur Trennung des Soleus von den Gastrocnemii.

3. Die Verwachsung beider Gastrocnemiusköpfe unter sich ist mit unbedeutenden Ausnahmen viel stärker entwickelt als diejenige mit dem Soleus.

4. Die Tricepssehne ist bei den verschiedenen Species in der Form verschieden. Bei den niederen Affen ist sie schlank, bei den Anthropoiden fleischig, und nur bei *Homo* erreicht sie jene typische Form, welche durch eine außergewöhnliche Stärke, verbunden mit Schlankheit, sich auszeichnet.

5. Die Bezeichnung »Achillessehne« ist für die menschliche Tricepssehne geschaffen und kann mit Fug und Recht auch nur für sie Verwendung finden.

6. Die Tricepssehne inseriert am Tuber calcanei, und zwar bei den niederen Affen etwas weiter distal als beim Menschen. Ein Übergang der Sehne in die Plantarfläche ist selten und dann nur in ganz schwachen Andeutungen erhalten.

VII. Innervation des Triceps surae.

Sie ist für alle drei Muskeln in der Primatenreihe dieselbe; sie geschieht durch Rami musculares des Nervus tibialis. Über den Segmentbezug der versorgenden Nerven vermag ich Näheres nicht zu melden. Es muß Aufgabe spezieller Untersuchungen sein, die einzelnen Tibialisäste auf ihre Herkunft zu prüfen und den Plexus sacralis der Primatenreihe einem Vergleiche zu unterziehen. Untersuchungen über die segmentale Innervation des Muskels würden den Rahmen dieser Arbeit weit überschritten haben, und ich muß mich diesbezüglich auf einige Literaturangaben beschränken. Nach Paterson ('94, S. 183) versorgen bei *Macacus rhesus* der 6, 7., 8. Lumbalnerv (bei 7 Lumbalwirbeln) die beiden Gastrocnemii und den Soleus; ein Vergleich mit anderen Affen ist mir mangels weiterer Angaben nicht möglich. Dieser Befund zeigt, daß andere segmentale Nerven den Triceps surae der Affen wie den des Menschen versorgen; er deutet auch darauf hin, daß die verschiedene Wirbelzahl als ursächliches Moment hierbei in Betracht kommt. Die segmentale Innervation ist für *Homo* nach verschiedenen Autoren die folgende:

	Gastrocnemius	Soleus
Renz (n. Wichmann '00, S. 122)	4. 5. I. II.	4. 5. I. II.
Paterson (n. Wichmann '00, S. 123)	I. II.	5. I. II.
Wichmann '00, S. 184	(4.) 5. I. II.	(4.) 5. I. II.
Rauber-Kopsch '06	(4.) 5. I. II.	(4.) 5. III (?)
Villiger '08	(4.) 5. I. II.	(4.) 5. I. II.

Es wiederholt sich für alle Tiere die Art, wie der Nerv in den medialen Gastrocnemius eintritt. Der Nerv ist ohne Ausnahme einerseits zwischen denjenigen Muskelpartien anzutreffen, welche von der Dorsalseite entspringen und um den lateralen Rand nach vorn ziehen, und andererseits zwischen denen, welche die eigentlich dorsale Muskelmasse ausmachen; beide Partien können oft bis in die Tiefe getrennt werden. Diese regelmäßige Art des Nerveneintritts

trittes muß mit dem Aufbau und der Entwicklung des Muskels in Beziehung stehen.

Parson ('94, S. 418) betonte die Unzuverlässigkeit der Nervenversorgung zur Bestimmung der Homologien der Muskeln und führte als Beweis dafür an, daß die Gastrocnemii als Homologa der Mm. flexores carpi radialis et ulnaris eine den Nn. medianus et ulnaris entsprechende Innervation aufweisen sollten. Da letzteres nicht der Fall wäre, so bestritt er die Zuverlässigkeit der Nervenversorgung zur Bestimmung der Homologien der Muskeln. Die Voraussetzung nun, welche Parson seinem Beweise zugrunde legt, ist unzutreffend; denn unsere Ausführungen haben es erwiesen, daß der mediale und der laterale Gastrocnemius ursprünglich ein fibularer Muskel ist, wodurch eine strenge Homologie mit den genannten Muskeln ausgeschlossen ist. Auf andere grundsätzliche Einwendungen gehe ich nicht ein.

VIII. Funktion des Triceps surae.

1. Feststellung des Begriffes: Beuger oder Strecker.

Anatomische Lehrbücher und Abhandlungen über die Wadenmuskeln melden über die Wirkung des Triceps surae etwa in der Hälfte der Fälle (Bischoff '70 u. 71, Humphry '72, Mivart und Murie '72, Rothschuh '88, Bardeleben '90, Leche '98, Schomburg '00, Playfair und Murrich '04, Rauber-Kopsch '06, Loth '08), daß der Triceps surae zu den Flexoren gehöre, während er sonst zu den Streckern des Fußes gezählt wird. (Meckel '28, Duvernoy '56, Wilder '61, Langer '79, Boegle '85, Fick '95, Lazarus '96, Gegenbaur '03). E. Glaesmer '10, S. 161) rechnet den Triceps surae zu den Beugemuskeln des Unterschenkels, schreibt ihm bei der Feststellung der Funktion jedoch auch allgemein eine Streckung des Fußes zu. Macalister '69 will im medialen Gastrocnemius auch einen Pronator erkennen. Obschon die Benennung der Bewegung sehr verschieden ist, so herrscht doch kein Zweifel über die Richtung, in welcher sie erfolgt. Unter Flexion verstehen wir allgemein die Annäherung der aufeinanderfolgenden Skeletstücke (Dorsoflexion, Ventroflexion), unter Extension die Entfernung derselben bis zum gestreckten Zustand (Fürbringer-Gegenbaur '09, S. 625). Ein Blick auf die Stellung des Fußes zu den Unterschenkelknochen lehrt, daß diese Skeletstücke keiner ventralen oder plantaren Flexion fähig sind, da sie sich im Zustand der Dorsoflexion (d. i. in der Beugung nach der Dorsalseite) befinden. Eine Bewegung, welche die Längs-

achsen von Unterschenkel und Fuß in die gleiche Richtung zu bringen sucht, muß also eine Streckung genannt werden. Danach ist auch die von Spalteholz '07 beschriebene Art der Tricepswirkung »beugt den Fuß plantarwärts« ebenfalls nicht zutreffend. Um jeglichem Mißverständnis vorzubeugen, ist es ratsam, für die ventrale Muskelgruppe die Bezeichnung »hintere Gruppe des Unterschenkels« zu gebrauchen und betreffs Wirkung des Triceps surae ihn als »Strecker des Fußes« zu kennzeichnen (Ruge '08, S. 72).

2. Funktion der einzelnen Glieder des Triceps surae.

Der Triceps surae ist ein Strecker des Fußes. Dies gilt für alle Primaten. Beim Menschen und bei den Anthropomorphen kommt für den medialen Gastrocnemius noch eine Nebenwirkung hinzu, und zwar eine Beugung des Unterschenkels. Für den lateralen Gastrocnemius und den Soleus ist die Einleitung einer Beugewirkung nahezu oder ganz ausgeschlossen, da der Ursprung beider proximal nicht über die Drehungsachse hinaufreicht. Erst nach eingeleiteter Beugung kann der laterale Gastrocnemius sie weiter fördern. Boegle ('85, S. 58 ff.), welcher ausgedehnte Untersuchungen über den Mechanismus des menschlichen Ganges angestellt hat, bestreitet für den ganzen Wadenmuskel eine Anteilnahme an der Kniebeuge. Nach ihm kontrahieren sich der mediale und laterale Gastrocnemius abwechselnd beim Ausschreiten und beim Abstoßen des Beines, er schreibt: »Wenn nach Überschreitung der vertikalen Stellung des Unterschenkels durch Neigung desselben nach vorn die Wadenmuskeln ausgedehnt werden, so fällt der Grad dieser Ausdehnung für beide Capita gastrocnemii nicht gleich aus, da gleichzeitig mit Vorneigung der Tibia das Femur nach innen rotiert. Der Ursprung des Caput laterale wird dadurch nach vorn, der des medialen nach hinten gedreht; der erstere wird auf seinen Condylus aufgewickelt und erfährt dadurch Zuwachs seiner Spannung, letzterer wird abgewickelt und entspannt. An dieser Entspannung nehmen noch die über der Drehungsachse entspringenden (Facies post. femoris) Muskelfasern teil infolge der Kniebeugung, wobei das obere und untere Ende einander genähert werden, während der Ursprung des lat. Gastrocnemius nicht über die Drehungsachse hinaufreicht, diesen Faktor nicht aufweist. Demgemäß sieht man im abstoßenden Bein während der Hebung der Ferse das Caput laterale zu starkem Wulst verdickt, der sich nach unten ziemlich scharf in einer schief nach innen aufsteigenden queren Linie gegen die Achillessehne absetzt,

während die Fleischmasse des Caput mediale noch mehr gleichmäßig ins Niveau der Sehne übergeht.« Nach Boegle wird, ebenso wie der Gastrocnemius lateralis durch Rotation des Femur, auch die äußere Partie des Soleus durch nachfolgende Rotation der Tibia in einen höheren Grad der Spannung versetzt, und beide Muskeln kontrahieren sich gleichzeitig. »Da Gastrocnemius lateralis und Soleus nicht über die Drehungsachse hinaufreichen, dieselben aber beim abstoßenden, im Knie sich beugenden Bein allein in Tätigkeit sind, so beteiligt sich der gemeinschaftliche Wadenmuskel nicht bei der Kniebeugung und diese bleibt eine Funktion der Mm. semimembranosus et semitendinosus, später der Mm. sartorius et gracilis. Sobald diese die Fußspitze vom Boden abgelöst haben, der Fußrücken damit am stärksten gegen den Unterschenkel gestreckt und der Gipfel des Tuber calcanei den Condylen des Femur am nächsten gerückt ist, so ist das Caput laterale gastrocnemii entspannt, während jetzt durch die nun erfolgende Rotation des Femur nach außen beim Vorschwingen desselben der Epicondylus med. sich nach vorn kehrt und den an ihm entspringenden Teil des Caput mediale durch Aufwickeln in Drehung versetzt. Der übrige, über die Drehungsachse des Gelenks hinaufreichende Ursprungsteil wird durch die gleichzeitig stattfindende Streckung des Knies gedehnt.« Boegle bestätigt seine Aussage durch folgende Beobachtung: »In Wirklichkeit sieht man auch den Wadenwulst beim ausschreitenden Bein auf der inneren Seite, während er auf der äußeren wieder ausgeglichen ist.«

Während sich Boegle sehr eingehend mit der Funktion der beiden Gastrocnemii beschäftigt, berührt er diejenige des Soleus nur kurz. Dennoch kommt dem Soleus des Menschen eine Tätigkeit zu, die ihn einer ganz besonderen Würdigung wert macht. Seine außerordentlich mächtige Breiten- und Dickenentwicklung, die Verstärkung durch die Auflagerung einer besonderen Muskelschichte und die Zusammensetzung seiner Fleischteile aus lauter kurzen Muskelbündeln, welche im Winkel von 25° (im Mittel) von der Ursprungssehne dorso-distalwärts verlaufen, wurden oben genau beschrieben. Es ist noch hinzuzufügen, daß die Verlaufsart der Bündel einer maximalen Anhäufung derselben entspricht und gleichzeitig die denkbar ausgiebigste Kontraktionsmöglichkeit erzeugt. Infolge dieser in jeder Beziehung auf eine maximale Kraftleistung eingerichteten Organisation trägt der Soleus beim Menschen zur Fähigkeit des aufrechten Ganges bei. Langer ('79, S. 210ff.) hat bereits auf die Wichtigkeit dieses eingelenkigen Muskels hingewiesen, der bei den

niederen Säugetieren oft fehlt und, wenn er vorhanden ist, nur in schwacher Ausbildung oder in Abhängigkeit vom lateralen Gastrocnemius sich befindet (LANGER begeht dabei nur den Fehler, daß er den Soleus der höheren Säuger sich in der Tierreihe abwärts rückbilden oder verschmelzen läßt). Nach LANGER bildet der vom lat. Gastrocnemius oft abhängige Soleus, den er zu den eingelenkigen Muskeln zählt, eine scharfe Grenze zwischen Affen und eigentlichen Quadrupeden. Wiederum sieht LANGER »in seiner (Soleus) kraftvollen Ausbildung beim Menschen ein Charakteristikon menschlicher Organisation« und führt dafür Versuche an, daß bei der Aufrichtung aus der Hockstellung die Hauptleistung dem Soleus zukommt. Die von FICK ('95, I S. 59) ermittelte Tatsache, daß bei Abmagerung des Körpers die beiden Gastrocnemii mehr als der Soleus betroffen werden, beleuchtet ebenfalls die Wichtigkeit des Soleus für den aufrechten Gang. Ich habe nach der Tabelle von FICK die Gewichte der Gastrocnemii und des Soleus miteinander verglichen und dabei gefunden, daß das Gewicht der Gastrocnemii 102% desjenigen des Soleus bei einem kräftigen, dagegen nur noch 76% bei einem abgemagerten Manne beträgt.

Wenn wir der Wirkungsweise des Triceps surae bei den Primaten nachgehen, so ergibt sich etwa das Folgende. Der Muskel zielt bei den Affen in der Regel nur auf eine Streckung des Fußes hin. Beim Gorilla erfährt der Soleus eine weitere Ausbildung durch das Hinzutreten eines tibialen Kopfes und durch eine kräftigere Volumsentfaltung. Diese neuen Eigenschaften des Muskels stellen Gorilla über die anderen Affen und fügen ihn enger an den Menschen an. Wir können daher aus dem Baue des Soleus beim Gorilla auch auf eine ähnliche, dem Menschen zueigene Wirkung des Muskels und Bewegungsart des Körpers zurückschließen. Danach wäre Gorilla der aufrechten Körperhaltung und des aufrechten Ganges fähig. Beim Menschen wird der Soleus dank seines inneren Baues der an den aufrechten Gang gestellten Aufgabe vollends gerecht. Der Muskel übernimmt die Aufgabe, den Unterschenkel bei aufrechter Körperhaltung fest einzustellen, und überläßt die Streckung des Fußes hauptsächlich den Mm. gastrocnemii. Diese letztere Aussage läßt sich noch durch andere Momente stützen.

Über die verschiedene Arbeitsleistung der Gastrocnemii und des Soleus beim Menschen würde die Untersuchung von ATHABEGIAN ('03: Über die Lage der Achillessehne bei verschiedenen Fußstellungen) noch wertvollere Aufschlüsse geben, wenn der Autor sich nicht nur

absoluter Zahlen bedient hätte. Er stellte die Lage der einzelnen Punkte der Achillessehne und des »selbständigen Stückes der Gastrocnemius-Endsehne«[1] zu der sog. Abscissenlinie fest, d. h. einer geraden, welche den inneren Rand des Lig. collaterale tibiale mit dem prominentesten Punkte des Malleolus medialis verbindet. Als Meßpunkte der Sehne wählte der Autor eine Reihe von Punkten, die in einer Serie vom untersten Ende des Tuber calcanei aus je in Abständen von 3,5 cm, bei einer zweiten Serie in solchen von 6 cm sich befanden. Athabegian ließ dabei völlig unberücksichtigt, wie sich die Tibialängen der verschiedenen Individuen zueinander und zur Sehnenlänge verhielten, und nahm außerdem die einzelnen Abstände gleich groß an, unbekümmert darum, ob es sich um erwachsene Männer oder um Mädchen von 7—8 Jahren handelte. Bei einem solchen Verfahren werden aber Sehnenabschnitte bei verschiedenen Individuen miteinander verglichen, welche einander nicht homolog zu sein brauchen. Es ist daher einleuchtend, daß die Entfernungen des obersten Meßpunktes bis zum distalen Ende des Muskelbauches (welcher der beiden Bäuche bei der Untersuchung gewählt wurde, gab der Autor nicht an) infolge der sehr verschiedenen Sehnenlängen große Differenzen aufweisen müssen. Allerdings ließ Athabegian sich von der Ansicht leiten (S. 7), daß das Verhältnis der Tibia- und Sehnenlänge ein konstantes wäre, daß diese 60,8—64% der ersteren betrüge. Dieser Ansicht aber widersprechen erstens meine Untersuchungen, welche eine viel größere Variationsbreite aufweisen, zweitens die aus den von Athabegian beigefügten Tabellen sich ergebenden Messungen selbst (S. 27 u. 28). Ich habe den Tabellen die Maße für Tibia- und Sehnenlänge entnommen und die letzteren in Prozenten der ersteren berechnet. Danach beträgt z. B. (S. 28) bei No. 13 die Sehnenlänge 55% der Tibialänge, bei No. 1 derselben Messungsserie aber 80%. Von einem konstanten Verhältnis beider Größen spricht Athabegian daher mit Unrecht (S. 25).

Sehen wir von den genannten Mängeln ab und untersuchen, ob es nicht dennoch möglich sei, aus den gewonnenen Resultaten brauchbare Schlüsse über die Funktion der einzelnen Muskeln zu ziehen. Wenn auch die Fehlerquellen beträchtliche sind, so kann das Gesamtresultat, aus dem Mittel der Befunde entnommen, nahe an die

[1] Siehe Kap. VI, 4: nur in 35% kommt es zur Bildung einer Achillessehne und eines selbständigen Stückes der Gastrocnemiussehne; s. auch Fig. 75, 29 u. 30.

Wirklichkeit grenzende Zustände ergeben. Der Autor sagt im Schlußsatz f (S. 25): »Wenn man sich bei gestrecktem Knie auf die Zehen erhebt, so rückt die Achillessehne von der Tibia ab, und zwar in den höher liegenden Punkten mehr (durchschnittlich 12 mm) als in den dem Talus näher liegenden Punkten (durchschnittlich 6 mm).« Dies läßt sich nun folgendermaßen erklären: bei der genannten Stellung sind beide Muskeln, Gastrocnemius und Soleus, in Tätigkeit; 1. für die Hebung des Calcaneus im engeren Sinne, 2. für die Aufrichtung und Fixierung des Unterschenkels. Letztere Funktion kommt speziell dem Soleus zu. Der proximale Abschnitt der Achillessehne wird nun durch die Verdickung beider Muskeln (Gastrocnemius und Soleus) weiter von der Abscissenlinie abgehoben werden müssen als der distale Abschnitt, an welchem außer der Lageverschiebung des Tuber calcanei (Athabegian S. 13) nur die Kontraktionsanschwellung des Soleus sich geltend macht. Auf S. 18 führt der Autor einige Fälle an, bei denen die höher liegenden Punkte der Achillessehne sich weniger von der Abscissenlinie entfernt haben als tiefere. In Fig. 7a (S. 16) ist ein solcher Fall zu erkennen. An Hand der beigefügten Figurenerklärung war es möglich, die dazugehörigen Maße in der Tabelle zu bestimmen. Es zeigte sich, daß es sich um einen außergewöhnlich kurzen Muskelbauch handelte, und daß die Entfernung vom obersten Meßpunkt bis zum distalsten Punkte des Muskelbauches eine viel größere als bei den anderen Individuen sein mußte, und zwar um so mehr, als es sich außerdem um einen ziemlich langen Unterschenkel handelte. Bei der Kontraktion des Gastrocnemius wird dessen erfolgende Verdickung also kaum mehr imstande gewesen sein, auf eine so große Entfernung hin die Sehne stark dorsalwärts abzuheben, zumal in der betreffenden Höhe (80% der Tibialänge) der Soleus noch nicht seine größte Dicke erreicht hat. Dieser Umstand bedingt, daß die maximale Entfernung der Achillessehne von der Abscissenlinie weiter distalwärts auftreten muß. Ob bei anderen Ausnahmefällen eine ähnliche Ursache zugrunde liege, vermag ich nicht zu sagen. Der Satz g lautet bei Athabegian: »Wenn man beim Sohlenstande des Fußes das Knie nach vorn beugt, so rückt die Achillessehne unten an die Tibiaachse heran, oben entfernt sie sich von derselben.« Athabegian sucht (S. 22), die erste Erscheinung allein aus der Lageverschiebung des Tuber calcanei bei der Dorsalflexion zu erklären, wobei die Achillessehne mit dem Tuber calcanei an die Tibiaachse heranrücke. Die Abhebung der proximalen Partie der Sehne wird auf die Ent-

fernung des »selbständigen Stückes der Gastrocnemiussehne« und diese auf die Beugung des Unterschenkels zurückgeführt. Dieser Erklärung kann ich nur teilweise zustimmen, denn 1. entspricht sie nicht ganz den anatomischen Verhältnissen, da die Verwachsung von Gastrocnemius und Soleus nur in 35% distal von den Gastrocnemiusbäuchen stattfindet, und eine derartige Trennung beider Muskeln, wie ATHABEGIAN sie (Fig. 19) annimmt, nur in sehr wenigen Fällen beim Menschen anzutreffen ist; 2. hat das Beugen des Unterschenkels höchstens für den medialen Kopf eine geringe Abhebung von der Abscissenlinie zur Folge, da der Ursprung nicht im entferntesten so weit proximalwärts reicht, wie die schematische Fig. 19 angibt. Nach meiner Ansicht ist die aus der Kontraktion in dieser Stellung resultierende Verdickung allein die Ursache einer Entfernung von der Abscissenlinie; und das Heranrücken des unteren Teiles der Achillessehne wird durch die Lageverschiebung des Tuber calcanei nach vorn (S. 13) sowie durch die andersartige Inanspruchnahme des Soleus bedingt. Die in Satz g ausgesprochene Erscheinung bestätigt vielmehr die Ansicht, daß der menschliche Soleus die Feststellung des Unterschenkels bei aufrechter Haltung des Körpers ermöglicht. Die Kontraktion des Soleus muß infolge dessen morphologischen Baues in einer Verdickung der distalen Partie der muskulösen Tricepsmasse, also in einer Abhebung des unteren Teiles der Achillessehne sich äußern. In der genannten Stellung nimmt aber der Unterschenkel eine Lage zur Längsachse des Fußes ein, wie sie bei den Affen die Regel ist. Der Soleus wird für die bei der aufrechten Haltung nötige Arbeit nicht in Anspruch genommen; er unterstützt höchstens die Gastrocnemii, welche nicht die Streckung des Fußes, sondern die Fixierung des Fußgelenkes bewirken. Demnach wird die Achillessehne distal der Abscissenlinie sich nähern, 1. infolge der Lageverschiebung des Tuber calcanei nach vorn und 2. weil der vorher für die Aufrechthaltung des Unterschenkels kontrahierte Soleus sich nun entspannt, und eine Abhebung der Sehne nur proximal infolge der Verdickung der Gastrocnemii erfolgt. Im Satz h lautet es: »Wenn man sich bei nach vorne gebeugtem Knie auf die Zehen erhebt, so entfernt sich die Achillessehne von der Tibia.« Diese Beobachtung läßt sich folgendermaßen erklären. In der genannten Stellung, welche eine große Kraftleistung erfordert, wird wohl der ganze Triceps surae in Anspruch genommen, und die Annahme einer Ausschaltung des Gastrocnemius dabei (ATHABEGIAN, S. 24) ist nicht berechtigt. Der Soleus wird in diesem Falle nicht zur Aufrecht-

haltung des Unterschenkels, sondern zur Unterstützung beider Gastrocnemii bei der Streckung des Fußes und dessen Fixierung beansprucht, welche bei gebeugtem Knie einer Zwangslage gleichkommt. Die Lageverschiebung des Tuber calcanei mag für die in den distalen Partien zuweilen stärker erfolgende Abhebung mitverantwortlich sein.

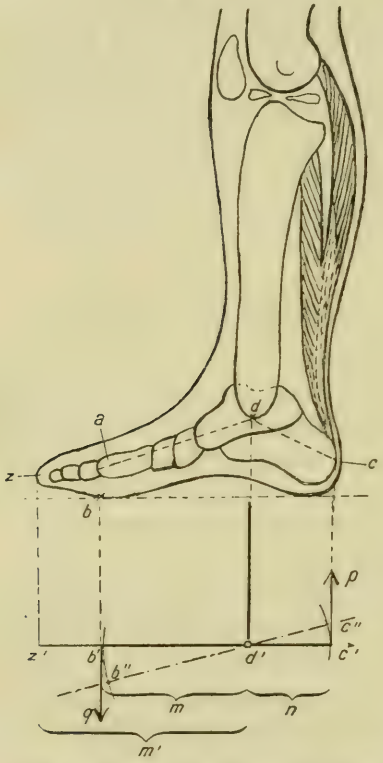
Aus dem Gesagten leite ich ab, daß die Gastrocnemii beim Menschen für die Streckung des Fußes, der Soleus für die Aufrechthaltung des Unterschenkels aufzukommen haben. Wenn letztere nicht in Betracht kommt, so kann der Soleus die Gastrocnemii in ihrer Tätigkeit unterstützen, auch die Fixierung des Fußgelenkes übernehmen. Beide Muskeln zeigen in ihrem morphologischen Bau die Anpassung an ihre Aufgaben: die Gastrocnemii sind maßgebend für die verschieden hohen Grade der auszuführenden Bewegungen, und der Soleus ist dabei für eine extreme Kraftleistung eingerichtet.

3. Hebelarme und Muskelleistung bei den verschiedenen Bewegungsarten.

Nach Besprechung der Wirkung der einzelnen Glieder des Triceps surae soll nunmehr von einem anderen Standpunkte aus die gemeinsame Arbeitsleistung des Muskels beleuchtet werden. Dies ist um so mehr erforderlich, als bei den Affen von einer Arbeitsteilung noch nicht gesprochen werden kann. Die drei Muskeln arbeiten gewissermaßen an einem Hebelapparat mit ungleichen Hebelarmen. Der Drehpunkt (*d*) dieses Apparates fällt, wie aus Fig. 77 ersichtlich ist, mit der Achse der Articulatio talo-cruralis zusammen. Der hintere kurze Hebelarm (*n*) entspricht der Entfernung vom Drehpunkte bis zu dem am weitesten dorsalwärts vorragenden Punkt des Tuber calcanei (*c*), d. i. bis zum Angriffspunkt der Muskeln am Fuße. Der vordere lange Hebelarm (*m*) wird durch den Abstand des Drehpunktes vom Metacarpo-Phalangealgelenk (*a*) bestimmt. Als Drehpunkt wählte ich auf Grund besonderer Untersuchungen den Unterrand des Malleolus medialis. Diese Wahl erlaubt es, meine Befunde mit denen von Athabegian '03, S. 10 zu vergleichen; sie verträgt sich mit den von den Autoren getroffenen Bestimmungen des Drehpunktes. Athabegian schreibt hierüber: »es bleibt uns nun die Annahme übrig, daß die Achse des oberen Sprunggelenkes unterhalb der Prominenz in der Nähe des unteren Randes des Malleolus medialis austrete«. Die Länge der Hebelarme wurde in Maßen durch Projektion auf die Plantarfläche bestimmt (physiologischer Hebelarm), und um sie

nun mit denen bei den verschiedenen Species vergleichen zu können, in Prozenten zur Tibialänge ausgedrückt. Dieser Methode entsprechend nahm ich als Endpunkt des vorderen Hebelarmes nicht das Metacarpo-Phalangealgelenk selbst, sondern den prominentesten Punkt des am weitesten distal gelegenen Metacarpo-Phalangealballens (*b*), welcher beim Akte des Auftretens des Fußes in Frage kommt. Der Abstand (*m'*) vom Drehpunkt bis zur Spitze der längsten Zehe (*z*) ist ebenfalls einem Vergleich mit dem hinteren Hebelarm unterzogen worden; doch da die Zehen nur als Anhangsglieder bei den verschiedenen Lokomotionstypen verschieden sich betätigen, so sollen die diesbezüglichen Ergebnisse erst in zweiter Linie Erwähnung finden.

Fig. 77.



Triceps surae und der Hebelapparat. *n* hinterer, *m* vorderer Hebelarm; *m''* verlängerter Hebelarm der Affen; *d* Drehpunkt des Hebels; *p* und *q* die entgegengesetzt wirkenden Kräfte.

Bei der Kontraktion des Triceps surae wird der hintere Hebelarm gehoben, und die Bewegung wird auf den vorderen übertragen. Diese Arbeitsleistung ist von zwei Faktoren abhängig: a) von der Kraft der bewirkten Kontraktion und b) von der Länge der Hebelarme. Die Kraftleistung des Triceps surae ergibt sich aus der Mächtigkeitsentwicklung der einzelnen Muskeln, bezw. aus der Summe der Querschnitte aller Muskelbündel. Die Wichtigkeit der Hebelarmlänge entspricht dem einfachen Hebelgesetz, wonach die beiden auf den Hebel wirkenden Kräfte in umgekehrtem Verhältnis ihrer Entfernung vom Drehpunkt stehen. Ist also der hintere Hebelarm verlängert, so erfolgt bei gleicher Arbeitsleistung (*p*) eine vermehrte Kraftwirkung (*q*), welche sich im Überwinden des Widerstandes bei der Abwicklung des Fußes vom Boden geltend macht, und umgekehrt. Entsprechend diesem Verhalten hat eine Verlängerung des vorderen Hebelarmes bei gleicher Kraftleistung und gleicher Länge des hinteren

Hebelarmes eine geringere Kraftwirkung zur Folge, wobei der Punkt (b') einen größeren Bogen beschreibt.

Die Wirkung einer Veränderung am hinteren Hebelarme wurde experimentell durch Marey (zitiert von Le Double '97, S. 477) klargelegt. Marey verkürzte den Calcaneus bei Kaninchen ungefähr um die Hälfte der Länge des hinteren Hebelarmes und stellte als Folge hiervon eine Verkürzung des Muskelbauches zugunsten der Endsehne fest. Es betragen, wenn ich Mareys absolute Maße prozentualisch wiedergebe,

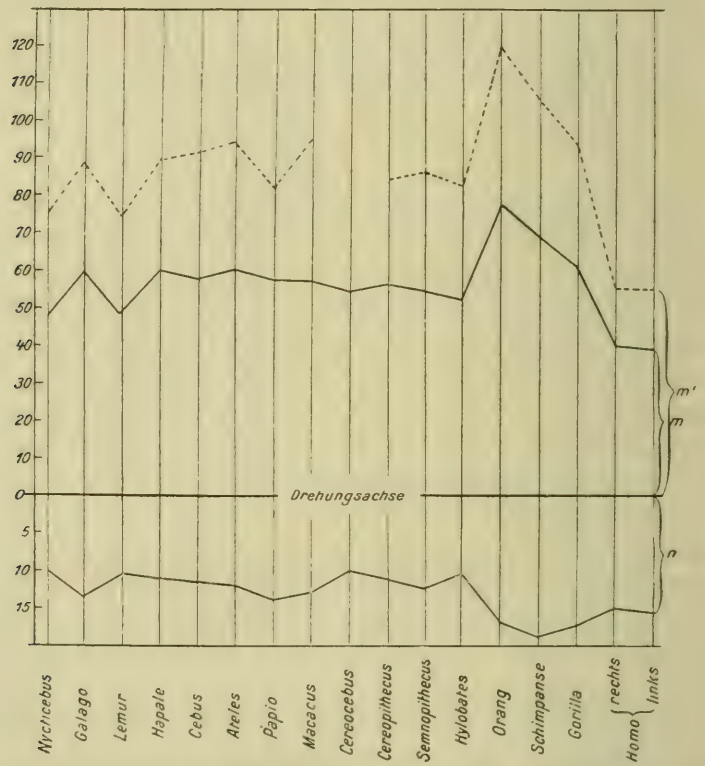
beim normalen Kaninchen die			Sehnenlänge	49 %,
-	-	-	Muskelbauchlänge	51 %,
- operierten		-	Sehnenlänge	35 %,
-	-	-	Muskelbauchlänge	65 %

der totalen Muskellänge. Dieser Befund beweist zunächst nur, daß ein Muskel bei Änderung seiner funktionellen Bedingungen auch das Volumen seiner muskulösen Teile verändert, daß er in diesem Fall auf die Verkürzung des hinteren Hebelarmes hin mit einer Verkürzung des Muskelbauches reagiert. Inwiefern durch diese Erscheinung eine stärkere Kraftleistung ausgeübt werden könne, bleibt zunächst unerklärt. Diesbezüglich ist der gleiche, von Joachimsthal '96 (zitiert von Marey) an Katzen ausgeführte Versuch um so wertvoller, als durch ihn nachgewiesen ist, daß mit der Verkürzung der Muskelbäuche auch eine Vermehrung ihrer Faserbündel stattgefunden, wobei die Sehne sogar um ein Drittel an Dicke zugenommen hat. Das Ausschlaggebende an diesen Versuchen ist die Zunahme der muskulösen Elemente oder die Verkürzung der Muskelbündel, welche das Erfordernis für eine vermehrte Kraftleistung ist. Wurde der Hebelarm durch den operativen Eingriff verkürzt, so mußte für eine gleiche Arbeitsleistung eine größere Kraft entwickelt werden. Das Längenmaß der Kontraktion durfte dann ein geringeres sein, was zugleich mit der erfolgten Verkürzung des Muskelbauches in günstigem Verhältnis sich befand. Der Versuch zeigte demnach, daß nicht die Länge des Muskelbauches für die Kraftleistung, sondern die Kürze der Muskelbündel oder die Summe ihres Querschnittes maßgebend war.

Vergleichen wir nun bei den verschiedenen Primaten die in Frage kommenden Faktoren. Fig. 72—74 gaben hierfür ein Bild von der verschiedenen Mächtigkeitsentwicklung des Triceps surae. Ich kann mich z. T. auf die damals gewonnenen Ergebnisse beziehen. Fig. 78 gibt die verschiedene Länge der beiden Hebelarme an. Diese

sind bei allen Species auf eine Gerade orientiert, welche der Verbindung sämtlicher Drehpunkte entspricht. Um die Differenzen in der Länge des hinteren Hebelarmes deutlicher zum Ausdruck zu bringen, habe ich die ihn betreffende Kurve in vergrößertem Maßstabe angelegt. Wenn wir die Ausbildung des hinteren Hebelarmes ins Auge fassen, so fällt der Unterschied auf, welcher zwischen

Fig. 78.



Hinterer (n) und vorderer (m) Hebelarm; verlängerter vorderer Hebelarm der Affen (m'), in % der Tibialänge ausgedrückt und auf die Drehungsachse orientiert. Bezeichnungen wie in Fig. 77.

Anthropomorphen und Menschen einerseits, den niederen Affen und *Hylobates* anderseits besteht. Letztere zeigen einen bedeutend kürzeren Hebelarm als erstere. *Galago*, *Papio*, *Macacus*, auch *Semnopithecus* entfernen sich durch den Besitz eines etwas größeren Hebelarmes von der Reihe der übrigen niederen Affen. Zwischen der Lokomotionsart dieser Tiere und den Merkmalen, welche für die Mächtigkeitsentwicklung maßgebend sind, läßt sich nun eine gewisse Korrelation herausfinden. *Galago*, der ausgezeichnete Springer, weist

neben kürzeren Muskelfaserbündeln einen größeren Hebelarm auf; die Kraftäußerung wird also eine relativ große sein. *Papio* hat einen mäßig kräftigen Triceps surae, welcher aber bei einem bedeutenden Hebelarm eine gleiche Wirkung erzielen kann. Bei den Semnopithecinen, welche ebenfalls als gute Springer bekannt sind, muß eine geringe Bündellänge sämtlicher Glieder des Triceps surae die weniger starke Ausbildung des hinteren Hebelarmes ausgleichen. Die übrigen niedrigen Affen zeigen gleichmäßig einen kurzen Hebelarm. Eine ansehnliche Länge der Muskelbündel läßt bei ihnen eine große Exkursionsbreite erwarten, während die Mächtigkeit der Muskeln keine bedeutende ist. Die Arbeitsleistung wird sich also weniger in großer Kraftentfaltung als in ausgedehnten Bewegungen äußern, und dieser Umstand ist dem Klettervermögen dieser Tiere angepaßt. *Hapale* allein ist durch kurze Muskelbündel des Triceps surae zu einer kraftvolleren Muskeltätigkeit befähigt. Während die Länge des hinteren Hebelarmes im allgemeinen innerhalb der einzelnen Species nicht erheblich variiert, trifft dies für *Lemur* und die Papionen zu. Die Variation ist wohl eine Folge der Anpassung an eine Lokomotionsweise. So nähert sich *Lemur catta* als Vertreter eines guten Springers (Mollison '10) den bei *Galago* herrschenden Zuständen, während *L. rufus* einen viel kürzeren Hebelarm besitzt. Zwischen beiden steht *Lemur macaco*. Die Hylobatiden verhalten sich als gute Kletterer teilweise wie diejenigen unter den niederen Affen. Eine kurze Bündellänge des Triceps surae läßt sie zugleich den Springern nahe treten, was besonders für die beiden *H. syndactylus* zutrifft, welche durch eine größere Hebelarmlänge und kürzere Muskelbündel sich auszeichnen. Beide Exemplare von *Syndactylus* stehen in diesen Merkmalen über *Hylobates leuciscus*, welcher mit den niederen Affen sich gleichartig verhält. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Anthropomorphen und dem Menschen. Jene besitzen einen außerordentlich langen, hinteren Hebelarm; auch bei diesem ist derselbe noch sehr bedeutend. Die Anthropomorphen vermögen durch lange Bündel und durch weit distalwärts reichende Muskelbäuche eine große Exkursionsbreite bei verhältnismäßig geringer Kraftwirkung zu erzielen. Beim Menschen arbeiten alle in Betracht kommenden Faktoren auf das gemeinsame Ziel hin, eine große Kraftentwicklung bei geringer Exkursionsbreite zu entfalten. Kurze, energisch wirkende Muskelbündel vergesellen sich mit einem langen Hebelarm, der die große Kraftleistung der Muskulatur hochgradig begünstigt.

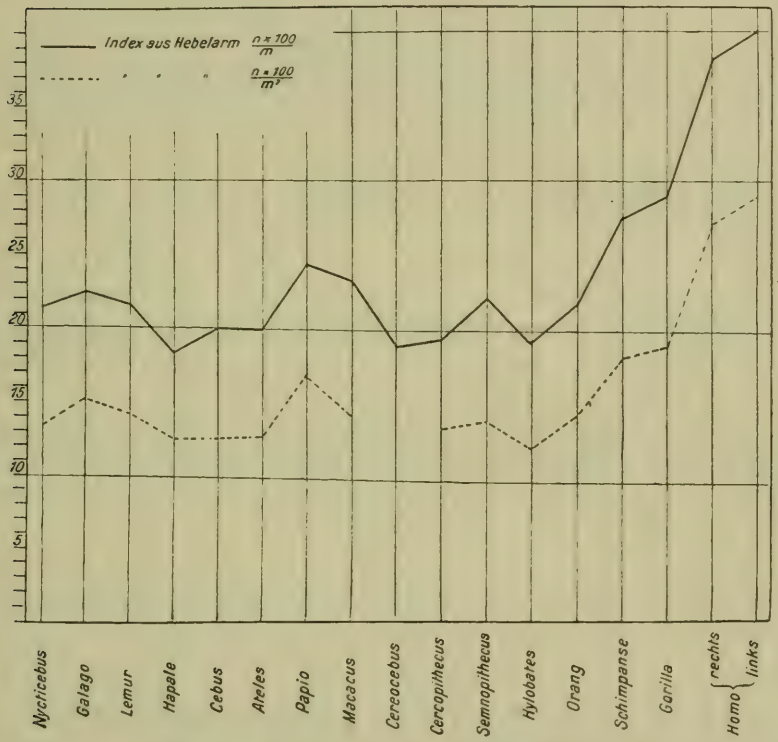
Bringen wir auch die Länge des vorderen Hebelarmes (*m*) mit in Rechnung, so finden wir bei sämtlichen niederen Affen und bei *Hylobates* denselben ziemlich lang, wodurch die vorwiegend herrschende Kletterfunktion begünstigt ist. Bei den Formen mit gutem Springvermögen macht sich keine Besonderheit geltend, so daß die erforderte vermehrte Kraftleistung durch die Ausbildung des hinteren Hebelarmes und den Bau des Triceps surae geliefert werden muß. *Nycticebus* und die Lemurinen kompensieren durch eine Verkürzung des vorderen Hebelarmes entweder die geringe Kraftentwicklung der schwachen Muskeln (*Nycticebus*) oder den bei der Springbewegung nötigen Kraftzuwachs (Lemurinen). Die Anthropomorphen lassen durch einen außerordentlich langen vorderen Hebelarm erkennen, daß die Fußstrecker noch im strengen Dienste des Kletterns sich befinden, und zwar besonders bei Orang, bei welchem die Kraftleistung der Fußstrecker durch die enorme Länge des Hebelarmes stark beeinträchtigt ist, dafür aber eine große Exkursionsbreite der distalen Fußpartien erlaubt. Beim Menschen macht sich diesbezüglich die Erzielung eines größtmöglichen Kraftgewinnes durch Verkürzung des vorderen Hebelarmes geltend. Auf Differenzen zwischen rechter und linker Seite werde ich im anthropologischen Teile kurz eingehen.

Wenn wir die Betrachtung auf die Verlängerung des Hebels, d. h. auf die Strecke (*m'*) der Figur, ausdehnen, bei welcher die Wirkung des Triceps surae nicht durchweg in Betracht kommt, so fällt die Übereinstimmung der Verhältnisse mit dem Hebelarm *m* auf. Bei der vorwiegenden Kletterweise der Affen kann die ganze Strecke *m'* als ein vorderer Hebelarm angesehen werden, welcher einen erheblichen Längenzuwachs desselben darstellt und eine Verminderung des Krafteffektes zur Folge hat. Beim Menschen, wo die Zehen, unter Streckung des Fußes, vom Boden abgewickelt werden, nur als Anhangsglieder funktionieren, stellen letztere auch keine Verlängerung des Hebelarmes dar. Dieser ist also tatsächlich viel kürzer als der der Affen, welcher eine funktionelle Verlängerung erfährt. *Papio* zeigt allein die Tendenz zur Verkürzung des vorderen Hebelarmes, wahrscheinlich in Anpassung an eine gehende oder springende Bewegungsart.

Am deutlichsten wird uns der Unterschied des Verhältnisses zwischen beiden Hebelarmen vor Augen geführt, wenn wir den hinteren Hebelarm (*n*) in Prozenten des vorderen (*m*) ausdrücken. Fig. 79 gibt die erhaltenen Indices wieder. Eine große Kluft trennt sämt-

liche Affen vom Menschen. Für eine maximale Kraftentfaltung sind die Hebelverhältnisse beim Menschen eingerichtet. Bringt man die übrigen Merkmale, Bündellänge und Mächtigkeit der Muskeln, damit in Zusammenhang, so ergibt sich der Krafteffekt noch vergrößert. Die Bäuche der menschlichen Gastrocnemii sind wohl relativ am kürzesten, wirken aber durch vorteilhafte Ausbildung der anderen

Fig. 79.



Index der Hebelarme: der hintere Hebelarm in seinem Verhältnis zum vorderen. Bezeichnungen wie in Fig. 77.

Merkmale kräftiger als die längeren der Affen. Zudem ist ihr Wirkungskreis auf die eigentliche Streckung des Fußes beschränkt; während die große Kraftleistung für die Aufrechthaltung des Unterschenkels dem Soleus zugewiesen ist. Daß dieser seiner Aufgabe gerecht werden kann, dafür sorgen sein morphologischer Bau, sowie die äußerst günstigen Hebelverhältnisse. Bei den Affen finden wir im ganzen eine Bestätigung des oben Gesagten. Für die vorwiegende Kletterfunktion ist eine weniger große Kraftäußerung erfor-

derlich, dagegen eine größere Exkursionsbreite der distalen Fußpartien. Die verschiedenen Lokomotionsarten treten in den erhaltenen Indices besonders deutlich hervor. Die Springer, unter ihnen die Macacen, heben sich durch einen hohen Index von den übrigen Affen ab, besonders von Schimpanse und von Gorilla, welche durch ihre erworbene Gangart eine Annäherung an den Menschen andeuten.

Bringen wir schließlich noch den hinteren Hebelarm (n) zu dem bei den Affen physiologisch verlängerten m' in Beziehung, so bleiben die Resultate dieselben. *Macacus* stellt sich mehr in die Reihe der Kletterer, was ihm auch eigentlich zukommt. Für den Menschen ist eine Verlängerung des Hebelarmes m physiologisch ausgeschlossen, und ich habe den anatomischen Index nur der Vollständigkeit halber angedeutet.

Die Untersuchung über die Funktion des Triceps surae ergab folgende Resultate:

1. Beide Gastrocnemii wirken als Strecker des Fußes; eine Beugung des Unterschenkels durch sie ist so gut wie ausgeschlossen. Die Streckung des Fußes wird abwechselnd von den beiden Gastrocnemii übernommen, beim Ausschreiten vom medialen, beim Abheben des Fußes vom lateralen Kopfe.

2. Der Soleus ist bei den Affen nur ein Strecker des Fußes, besitzt beim Menschen seine Haupttätigkeit in der Aufrechthaltung des Unterschenkels und unterstützt außerdem die Gastrocnemii im Strecken oder im Fixieren des Fußes.

3. Der Triceps surae arbeitet an einem ungleicharmigen Hebelapparate. Der hintere kurze Hebelarm ist bei den Anthropomorphen und dem Menschen am längsten, bei den Kletterern am kürzesten. Die Springer unter den niederen Affen nehmen eine vermittelnde Stellung ein. Der vordere lange Hebelarm verhält sich bei den niederen Affen und *Hylobates* dem Menschen gegenüber umgekehrt, ist bei den ersteren lang, beim letzteren kurz. Er ermöglicht gemeinsam mit dem hinteren Hebelarm beim Menschen eine extreme Kraftentwicklung, bei den niederen Affen und *Hylobates* eine geringere, hingegen eine ausgedehnte Exkursionsbreite. Bei den Anthropomorphen ist ein langer hinterer Hebelarm mit einem sehr langen vorderen kombiniert: die vermehrte Kraftleistung wird zum Teil aufgehoben durch den langen vorderen Hebelarm, aber eine größere Exkursionsbreite der distalen Fußpartien wird dadurch gewonnen.

4. Ein Index, gebildet aus hinterem und vorderem Hebelarm, läßt die Korrelation zwischen Länge der Hebelarme und Lokomo-

tionsart erkennen. Der höchste Index wird beim ausschließlichen Gänger, beim Menschen, angetroffen. In weitem Abstand voneinander folgen Gorilla und Schimpanse, die sich nur zuweilen als Gänger betätigen. Die Springer überragen mit einem höheren Index die Kletterer (und Hangeler), deren Hebelarme den niedrigsten Index aufweisen, also auf eine möglichst große Exkursionsbreite eingerichtet sind.

IX. Ausbildung des Tuber calcanei.

Bei der Untersuchung der Insertionsverhältnisse des Triceps surae ist mir aufgefallen, daß die Ausbildung des Tuber calcanei

Fig. 80.

Breite und Höhe des Tuber calcanei in % zur Tibialänge.

beim Menschen absolut und relativ eine sehr starke, viel ansehnlichere als bei den Affen ist. Da ich annahm, daß dies in Zusammenhang stehen könnte mit dem Bau des Triceps oder mit dessen Kraftleistung, so zog ich die Breiten- und Höhenentwicklung des Tuber calcanei in den Kreis der Betrachtung. Als Höhe bestimmte ich die projektivische Entfernung vom Processus medialis tuberis calcanei zum proximalsten Punkt desselben. Beide Maße wurden in Prozenten der Tibialänge ausgedrückt. Fig. 80 bringt die Befunde zur Anschauung.

Was die Breite des Tuber calcanei anbelangt, so ist es einleuchtend, daß eine Zunahme derselben für den Triceps surae eine verbesserte Insertionsmöglichkeit bietet. Eine solche wird also überall da zu erwarten sein, wo sich bei der Kraftübertragung auf den hinteren Hebelarm ein größeres Maß von Kraftleistung geltend macht. Diese Fälle werden sich zugleich mit einer Zunahme des hinteren Hebelarmes decken müssen, die auch stets zu beobachten ist, wenn eine möglichst große Kraftwirkung ausgelöst werden soll. Die Untersuchung zeigt demnach eine Übereinstimmung der genannten Merkmale und eine Abhängigkeit der Breite des Tuber calcanei von der Art der Lokomotion: Das schmalste Tuber weisen die Kletterer auf; über ihnen stehen mit einer bedeutenderen Breite die Springer wie *Galago*, *Papio* und z. T. die Semnopithecinen. *Hylobates* verhält sich wiederum wie die Kletterer unter den niederen Affen. Der von mir untersuchte Orang nähert sich den Gängern, während Orang nach Untersuchungen von Lazarus '96, S. 56 den Hylobatiden, somit den Kletterern, gleichgestellt werden kann. Schimpanse und Gorilla weisen gleiche Zustände wie der Mensch auf. Der von mir untersuchte Gorilla überholt letzteren noch. Nach Lazarus steht der Mensch mit dem breitesten Tuber calcanei durchaus an erster Stelle. Das ganze Verhalten zeigt somit eine große Übereinstimmung mit der Ausbildung des hinteren Hebelarmes; ein Vergleich der Kurven (Fig. 78 u. 80) läßt die Korrelation deutlich erkennen.

Die Höhe des Tuber calcanei scheint in ähnlichen Beziehungen zu stehen, wenn wir von einer Abweichung bei *Ateles* absehen. Wiederum überholen die Springer *Galago*, *Papio* und die Semnopithecinen die Kletterer unter den niederen Affen und *Hylobates*, während die Anthropomorphen zum Zustand des Menschen mit sehr hohem Tuber überleiten. Ich kann die Bedeutung dieser Verhältnisse nicht erklären; doch darf man wohl annehmen, daß sie ebenfalls mit der Anpassung an die verschiedene Arbeitsleistung in irgendwelcher Beziehung sich befinden.

In dieser kurzen Betrachtung findet sich eine Ergänzung zu den Ausführungen über die Funktion des Triceps surae. Selbst scheinbar abseits liegende Merkmale können an der verschiedenen Arbeitsleistung beteiligt sein. Wenigstens ist für die Breitenentwicklung des Tuber calcanei eine sichere Korrelation mit der Arbeitsleistung nachweisbar. Für die Höhenausbildung ist diese Wechselbeziehung nicht bekannt, aber immerhin ist sie annehmbar.

X. Varietäten des Triceps surae.

1. Varietäten des Gastrocnemius.

Der Gastrocnemius ist ein sehr konstanter Muskel und ist nur selten Variationen unterworfen. Am häufigsten ist das Auftreten eines dritten Kopfes. Zunächst seien einige in der Literatur aufgegebene Varietäten vorgeführt, welche ich selbst nicht beobachtet habe.

1. Fehlen des Gastrocnemius lateralis (Shefferd '80 zitiert von Le Double '97, S. 303) oder Reduction desselben zu einer Sehnenplatte (Le Double und Macalister zitiert von Le Double). Beide Fälle können in der Tatsache eine Erklärung finden, daß der laterale Gastrocnemius bei den Affen noch sehr mächtig, beim Menschen aber verhältnismäßig viel schwächer ist als der mediale. Dieser hat eine Zunahme, jener eine Abnahme erfahren, was mit der Verschiebung des Schwerpunktes der statischen Verhältnisse des Fußes auf die tibiale Seite zusammenhängt. Eine sehr weitgehende Abnahme des Umfanges scheint nun den lat. Gastrocnemius zu einer Sehnenplatte umwandeln zu können. Ob dem Zustande des »Fehlens« dieses Muskels ein gleicher Reductionsvorgang vorausgegangen sei, ist schwer zu entscheiden, da die Entstehungsweise des Soleus aus dem lateralen Gastrocnemius hier noch in Frage kommt. Es ist daran zu erinnern, daß das Fehlen eines lateralen Kopfes bei den Monotremen durch das Herabsteigen des Muskels auf die Fibula zwecks Bildung eines eingelenkigen Muskels hat erklärt werden können.

2. Vollständiges Fehlen beider Gastrocnemii: Shefferd (zitiert von Testut '84, S. 653) beobachtete ein solches bei einem weiblichen Individuum, Chudzinski '94, S. 487) deutete es als einen pathologischen Zustand. Ich möchte in ihm eine Entwicklungshemmung sehen.

3. Verdoppelung der Gastrocnemii fand Le Double '97, S. 303 bei einer Frau, deren Gastrocnemii in ganzer Ausdehnung aus zwei Lagen gebildet wurden. Auch Macalister '73, S. 118 erwähnt einen solchen Fall. Für die Entstehungsweise ist eine Längsspaltung nicht ausgeschlossen.

4. Die Fleischmasse des Caput laterale ist stärker und reicht tiefer als die des medialen herab. Dieser Fall (Cuyer '93, S. 468) wurde rechtsseitig bei einem Weißen beobachtet, an dessen linkem Bein beide Muskelbäuche gleich lang waren. Am gleichen Individuum fehlte der Plantaris und bestanden im ganzen 14 Muskel-

anomalien. Chudzinski (nach Le Double '97, S. 304) fand bei einem Neger den Bauch des lateralen Gastrocnemius um 5 cm länger als den medialen. Hier liegen allem Anscheine nach Rückschläge vor, welche auf Zustände bei den niederen Affen hinweisen, bei welchen der laterale Gastrocnemius der stärkere ist, und sein Bauch tiefer herabreicht als der mediale (Fig. 40). Ich fand den medialen Gastrocnemius ohne Ausnahme kräftiger als den lateralen; aber in 20 % der Fälle gingen die Bäuche in der gleichen Höhe in die Sehne über. Der laterale Kopf konnte sogar um 1—5 mm tiefer reichen, während der mediale in der Regel nicht unbedeutend länger ist.

5. Trennung beider Gastrocnemii bis unmittelbar zur Insertion am Calcaneus. Diese Varietät wurde durch Le Double S. 305 an einem Mann und einer Frau gefunden. Nach Testut wäre eine Trennung durch feine Präparation in einer großen Zahl der Fälle möglich, was ich aber oben auf das bestimmteste zurückweisen mußte. Die Verwachsung beider Köpfe durch sich kreuzende Elemente der Insertionssehnen ist regelmäßig eine recht innige. Eine Trennung läßt sich nur durch eine weitgehende Differenzierung beider Muskeln erklären, wie sie bei einigen Vertretern der niederen Wirbeltiere in der Regel vorkommt und bei verschiedenen Primaten in verschiedenem Grade sich vollzogen hat.

6. Der Gastrocnemius verbindet sich nicht mit dem Soleus und dieser inseriert unabhängig, fleischig am Calcaneus. Le Double '97, S. 305 fand diesen Zustand beidseitig bei einer Frau und erwähnte einen solchen von einem Neger (nach Bankart, Pye Smith und Philips). Testut '84, S. 657 erwähnt einen Fall, wo die Verwachsung erst 2 cm über dem Calcaneus stattgefunden hat. Macalister '73, S. 118 führt Ähnliches an. Alle diese Befunde sind wie die vorhin genannten Fälle mit weitgehender Trennung hochgradig spezialisiert und schließen sich an diejenigen niederen Catarrhinen an, bei denen die Trennung z. T. ganz erreicht ist. Beim Menschen ist im allgemeinen eine hohe Verwachsung die Regel. Ein großer Prozentsatz der menschlichen Soleï neigt aber zu größerer Selbständigkeit gegenüber dem Gastrocnemius hin.

7. Einen dritten Kopf des Gastrocnemius (=G. accessorii) traf ich in 1,7 %. Testut '84, S. 651 nahm an, daß die überzähligen Bündel für die Tendenz beider Gastrocnemii zeugen, sich zu einer untrennbaren Masse zu verbinden und deshalb den zwischen ihnen liegenden Raum auszufüllen suchen. Bei der Schilderung des ontogenetischen Verhaltens beider Gastrocnemii versuchte ich bereits,

eine Deutung des Auftretens eines dritten Kopfes zu geben, und ich habe hier nur zu wiederholen, daß in diesen verschieden kräftigen, accessorischen Bündeln ein abgespaltener Rest des vom lateralen Condylus fem. medianwärts gewanderten Gastrocnemius medialis erblickt werden müsse. Eine Bestätigung dieser Annahme dürfte jene von Henle '71, S. 288 erwähnte Varietät darstellen; er schreibt: »ich sah den medialen Kopf an einem Sehnenbogen entspringen, der vom Epicondylus über die Vasa poplitea hinweg zur Mitte des Planum popliteum gespannt war«. Dieser Fall läßt zugleich die Art und Weise erkennen, wie die Wanderung des medialen Ursprungsteiles über Gefäße und Nerven hinweg geschieht, und erklärt das Vorkommen von accessorischen Bündeln, welche von der fascialen Nervengefäßscheide entspringen (Hinterstoisser erwähnt die Möglichkeit eines solchen Vorkommens). Der Gastrocnemius tertius, wie er auch genannt wird, hat vielfach seinen alten Ursprung neben dem Condylus lat. femoris am Planum popliteum oder die Beziehungen zur hintern Kapselwand sich bewahrt, oder ist, was noch häufiger vorkommt, auf das distale Ende der Linea aspera femoris lateralis gerückt. Er kann aber auch die Wanderung des Gastrocnemius medialis teilweise mitgemacht haben und dann am Planum popliteum zwischen beiden Condylen oder an der Linea aspera medialis femoris entspringen. Die Beziehungen zum Femur sind ausnahmsweise keine so innigen geblieben, so daß er dann nur von der Fascia poplitea, in seltenen Fällen sogar (Hinterstoisser '87, S. 417) noch von der fascialen Nervengefäßscheide entspringt. Le Double '97, S. 309 führt eine größere Zahl von überzähligen Gastrocnemii an, welche aber alle die obigen Ursprungsgebiete aufweisen. Mit Hinterstoisser ist zu betonen, daß ausschließlich nur die so gekennzeichneten Muskelbündel als dritter Kopf des Gastrocnemius ausgegeben werden dürfen; denn nur sie haben mit dem Gastrocnemius gemeinsame Herkunft. Es kommen nämlich als Varietäten auch accessorische Bündel vor, welche von den Unterschenkelbeugern entspringen und in der Tat deren Abkömmlinge sind, keine selbständige Bedeutung besitzen und erst sekundär mit dem Gastrocnemius in Beziehung gelangt sind. Macalister '73, S. 118, Halliburton '81 und Testut '84 führen solche Beispiele fälschlicherweise als accessorische Gastrocnemii an. Ich werde auf diese unechten Gastrocnemii tertii zurückkommen und vorher über Vorkommen, Verlauf und Insertion des eigentlichen dritten Kopfes des Gastrocnemius einiges mitteilen.

Über die Häufigkeit des Vorkommens liegen keine Angaben

vor. Meine Untersuchungen ergeben den niedrigen Prozentsatz von 1,7; es kamen auf 120 Individuen zwei Fälle. Ich fand auf dem Präpariersaale zwar noch einige Fälle; doch gehörten sie nicht zur streng gewählten Untersuchungsreihe und würden, hier mit berücksichtigt, als Auslese unter vielen Objekten, die Frequenzziffer der Wirklichkeit nicht entsprechend verändern; sie wurden bei der Berechnung ausgeschaltet. Die in der Literatur verzeichneten Fälle sind ebenfalls als Beispiele für diese Varietät nur herausgegriffen, so daß die von Macalister ('73, S. 118), Testut ('84, S. 650) und Glaesmer '10 gebotenen Übersichten wohl ein Bild von den in diesem Gebiet möglichen Mannigfaltigkeiten geben, aber keinen Schluß auf die Häufigkeit des Auftretens erlauben.

Über den Verlauf des Gastrocnemius III. machte Hinterstoisser ('87, S. 415) wertvolle Angaben. Außer ihm berichteten folgende Autoren über den Verlauf. Wood ('68, S. 516) fand bei zwei Individuen, das eine Mal (♀) beidseitig, das andere Mal (♂) nur links, 2 getrennte Köpfe, welche, fleischig am Planum popliteum entspringend, zu beträchtlichem Muskelbündel sich vereinigten und über der Verwachsung beider Gastrocnemiusköpfe in den medialen Kopf sich einsenkten. Wood's als »Plantaris mit doppeltem Bauche« aufgeführte Varietäten gehören wohl auch zu den Gastrocnemii accessorii, da deren Ursprung und Insertion durchaus den ihnen zukommenden Verhältnissen entsprechen.

Chudzinski '94 beobachtete bei zwei Negern accessorische Muskelköpfe von 17 und 9 mm, bei einem Weißen einen Muskel von 23 mm Breite und mit dem Ursprung von der Facies poplitea; er gab die Insertion nicht an. Le Double ('97, S. 309) berichtete u. a. von einer Varietät bei einem Mädchen, an der das accessorische Bündel im Bindegewebe zwischen Soleus und Gastrocnemius sich verlor. Einen ähnlichen Fall zitiert er nach Macalister. Forster '04 beobachtete bei einem Papua-Neugeborenen beidseitig und direkt neben dem Ursprung des Gastrocnemius later. einen accessorischen Gastrocnemius. Dieser zeigte aber durch seinen Übergang in den medialen Gastrocnemius beiderseits die Zugehörigkeit zu diesem. Die Literatur enthält noch eine Reihe anderer Beschreibungen dieser Varietätenform (vgl. Bankart 69, S. 442, Pye Smith Howse and Davies Colley ('71, S. 154), Bryce ('97, S. 613), Turner ('97, S. 625). Ich beschränke mich jedoch darauf, die angeführten Befunde heranzuziehen, da sie Eigentümlichkeiten besitzen, welche als Ergänzungen meiner eigenen Beobachtungen für diese Darstellung wertvoll sind.

Eigene Beobachtungen:

1. Fall: links ♀. Ein 12 mm breiter, 12 cm langer Muskelbauch entspringt an der Facies posterior femoris über dem Condylus lateralis und ist zum Teil mit der Kapsel verwachsen. Die lateralen Ursprungsfasern sind mit dem Plantarisursprung verbunden. Auf der Ventral-

Fig. 81.

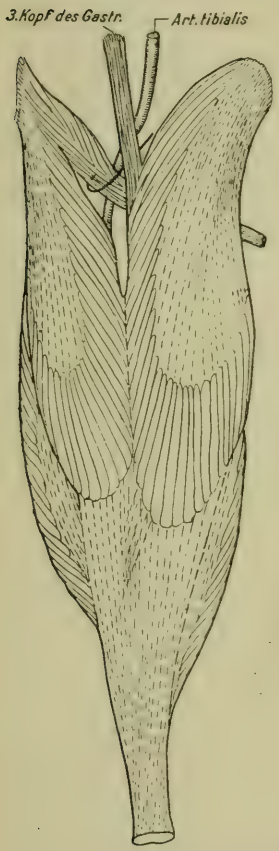


Fig. 82.

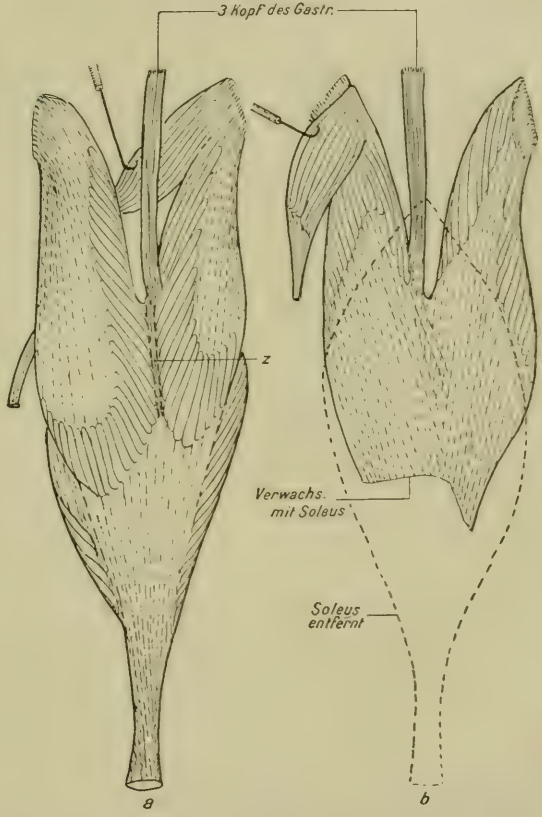
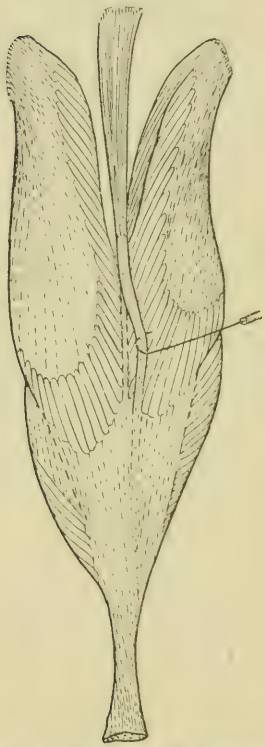


Fig. 81. *Homo.* Linker Gastrocnemius mit 3. Kopf; Insertion desselben fleischig am med. Gastrocnemius; die Art. tibialis geht zwischen beiden in die Tiefe. Fig. 82. *Homo.* Ein 3. Gastrocnemius-Kopf inseriert mit kurzer Endsehne an der Verwachsung beider Gastrocnemii. a) Dorsalansicht, b) Ventralseite; man beachte die starke Zwischensehnenbildung (*z*), den Verlauf der med. und lat. Insertionssehne und die Grenze der Verwachsung mit dem Soleus. Die Lage des Soleus ist punktiert angedeutet. Gr. 1/4.

seite des distalen Endes des Muskels tritt eine Sehne auf, welche in die Endsehne des medialen Gastrocnemius nahe an deren lateralem Rande sich einsenkt. Rechts sind nur wenige schwache Muskelbündel wahrzunehmen.

2. Fall, Fig. 81, links ♀ (ob rechts eine ähnliche Bildung vorhanden gewesen ist, ist unbekannt): Der Muskel entspringt auf der medialen Seite des Planum popliteum über dem Condylus; er inseriert fleischig am lateralen Rande des Caput mediale, 2 cm proximal von der Verwachsung beider Gastrocnemii. Die Vasa poplitea dringen zwischen 3. Kopf und medialem Gastrocnemius in die Tiefe und durchbohren den letzteren gewissermaßen. Diesem ähnlich ist der

Fig. 83.



Homo. Varietät. Der 3. Gastrocnemius-Kopf geht mit langer Sehne in die des Gastrocnemius über. Gr. 1/4.

3. Fall (aus der anatom. Sammlung Zürich), links: Nach gleichem Verlauf wie am vorigen Falle inseriert der Muskel ebenfalls am lat. Rande der Endsehne des medialen Gastrocnemius, die Insertion erfolgt ganz allmählich und dehnt sich bis auf das 2. und 3. Viertel des Muskelrandes. Die Gefäße treten wie im vorigen Fall zwischen Gastrocnemius med. und 3. Kopf in die Tiefe.

4. Fall, Fig. 83, ♂ nur rechtsseitig vorhanden: Der kräftige, 2 cm breite und 5 mm dicke Muskelbauch entspringt in der Mitte des Planum popliteum und geht in der Höhe der Verwachsung beider Gastrocnemii in eine schlanke Sehne über, welche derjenigen eines Plantaris ähnlich ist. Sie lagert in einer Rinne zwischen den Gastrocnemiusbäuchen, durch eine Fascie locker mit deren Boden verbunden, und inseriert am Anfangsteile der Endsehne des Gastrocnemius, wobei sie in diese derartig sich einfügt, daß sie als ein integrierender Bestandteil einer gemeinsamen Sehne erscheint.

5. Fall, Fig. 82a u. b, rechts (links unbestimmt), ♂: Ein kurzer Muskel entspringt an der Kniegelenkkapsel in der Fossa intercondyloidea und inseriert kurzsehnig am Caput laterale gastrocnemii, nahe der Verwachsung beider Köpfe. An der Insertionsstelle ist eine eigentümliche Sehnenbildung, ähnlich einer Zwischensehne, wahrzunehmen.

6. Fall (Präparat der anatom. Sammlung Zürich) rechts: Der

Ursprung ist etwas höher gelegen als am vorigen Objekte; der Verlauf ist ein gleicher, und die Anheftung erfolgt ebenfalls am lateralen Gastrocnemius.

Alle von den Autoren und von mir mitgeteilten Fälle zeigen das Gemeinsame des Ursprunges an der Facies post. femoris oder am Planum popliteum, wobei nur eine verschieden große Abweichung in der Ausdehnung proximo-, distal-, median- oder lateralwärts besteht. Es handelt sich aber immer um Ursprungsgebiete, welche der mediale Gastrocnemius bei seiner Wanderung vom lateralen Kopfe aus durchlaufen haben muß. Der distale Teil des accessorischen Kopfes kann entweder, was für die Fälle 1—3 zutrifft, mit dem Caput mediale in Beziehung gelangen oder kann, was nach Hinterstoisser selten ist, bei meinen Fällen immerhin zweimal vorkommt, mit dem Caput laterale verbunden bleiben. Die Trennung des accessorischen Kopfes von letzterem ist also nicht vollständig durchgeführt. Der accessorische Muskel kann wie ein normaler in Bauch und Sehne differenziert sein und geht dann mit letzterer, was ich nirgends beschrieben finde, in die gemeinsame Endsehne über. Besondere Beachtung verdienen der von Wood beschriebene Zustand mit doppelten accessorischen Bündeln und diejenigen Fälle, bei denen der 3. Kopf seinen Zusammenhang mit den Gastrocnemiusbäuchen verloren hat. Alle überzähligen Muskeln sind kaum als Verstärkungen der überaus kräftigen Gastrocnemii anzusehen, wie Chudzinski '94 und le Double ('97, S. 452) annehmen. Der Kraftzuwachs wäre ein überaus geringer. Die Ergebnisse der vergleichenden Ontogenie und der Untersuchungen der Ursprungsverhältnisse dieser Muskeln im besonderen berechtigen dazu, bei der früher geäußerten Ansicht zu beharren, daß die verschiedenen Formen dieser accessorischen Muskelformen auf einen ursprünglichen Zusammenhang mit den Gastrocnemiusköpfen hinweisen.

Diese echten Gastrocnemii tertii unterscheiden sich gerade durch ihre Herkunft von jenen Muskelbündeln, welche aus den Unterschenkelbeugern (M. biceps femoris caput longum oder M. semitendinosus) hervorgehen, um an den Gastrocnemii oder deren Endsehne zu inserieren. Ich bin bei meinen Untersuchungen keinen derartigen Bildungen begegnet; hingegen erwähnen die Autoren ihr gelegentliches Vorkommen. Nach Hinterstoisser ('87, S. 416) sind diese anormalen Muskeln »Reste einer einstmals ausgedehnten und kräftigen Sprungmuskulatur«. Sie sind von den Gastrocnemii unabhängige Gebilde und nur sekundär mit ihnen in Beziehung getreten.

Ob bei den Affen auch ein 3. Kopf des Gastrocnemius vorkommen könne, vermag ich nach meinem kleinen Materiale nicht zu entscheiden.

Eine Zusammenfassung der geschilderten Verhältnisse läßt Folgendes hervortreten: Die Gastrocnemius-Varietäten sind nach den Literaturangaben und nach meinen Untersuchungen bei beiden Geschlechtern nicht ungleich vertreten und treten auch an den beiden Körperseiten nicht verschieden häufig auf. Als seltene Varietäten anzusehen sind: 1. Das Fehlen des lateralen Gastrocnemius oder dessen Reduction; 2. Verdoppelung der Gastrocnemii; 3. stärkere Entwicklung des Caput laterale; 4. Trennung beider Köpfe bis zur Insertion oder bis in deren Nähe; 5. Gastrocnemius und Soleus gelangen getrennt zum Calcaneus; 6. ein 3. Kopf des Gastrocnemius ist verhältnismäßig häufig anzutreffen; er stellt einen Überrest des auf den Condylus medialis gewanderten Muskels dar. Sein Ursprung am Planum popliteum variiert infolge seiner Herkunft nur wenig und ist verschieden weit proximal- oder distalwärts verschoben. Die Insertion erfolgt meistens am medialen Gastrocnemius, zuweilen an die Zwischensehne beider Muskeln, seltener am lateralen Kopf oder an die Gastrocnemius-Endsehne. Dieser echte Gastrocnemius tertius ist verschieden von accessorischen Muskelbündeln, welche an den Unterschenkelbeugern entspringen und an den Gastrocnemii endigen.

2. Varietäten des Soleus.

Die Varietäten des menschlichen Soleus sind seltener als die des Gastrocnemius. Ich bin keinen begegnet und gebe, indem ich mich auf die in der Literatur verzeichneten Fälle beschränke, eine Zusammenstellung derselben.

1. Fehlen des Soleus wurde ein einziges Mal durch Danseux (zitiert von Le Double '97, S. 310) wahrgenommen. Rauber-Kopsch '06 erwähnt, ohne genauere Angaben zu machen, den Mangel des Muskels. Le Double nimmt an, daß es sich sich bei dem Danseux-schen Falle eher um eine Verschmelzung des Soleus mit den außergewöhnlich starken Gastrocnemii handle als um ein völliges Fehlen des Soleus.

2. Fehlen des tibialen Kopfes. Obschon der tibiale Ursprung bei den Affen mit nur wenigen Ausnahmen fehlt, so ist sein Auftreten beim Menschen doch die Regel. Dieser Umstand spricht für seine große physiologische Bedeutung. Das Fehlen des tibialen

Kopfes wird als ein seltener Fall von Testut '84, S. 656 und Le Double '97, S. 312 bezeichnet. Eine aponeurotische Lamelle, welche in der distalen Hälfte fleischig wird, ist an den betreffenden Befunden immer noch beobachtet worden, so daß von einem vollständigen Fehlen des tibialen Kopfes eigentlich nicht gesprochen werden kann. Bemerkenswert bleibt der oben erwähnte Fall (Forster '04, S. 122) bei einem Papua-Neugeborenen mit einem nur sehr schwachen tibialen Ursprung.

3. Der Soleus heftet sich selbständig am Calcaneus fest: Diese Erscheinung wurde bei Besprechung der Gastrocnemius-Varietäten erwähnt und als Anklang an die Einrichtungen bei niederen Catarrhinen gedeutet.

4. Ein Soleus accessorius wurde in verschiedener Form von einigen Forschern beobachtet. Testut '84, S. 655 beschrieb nach eigener Anschauung sowie an der Hand verschiedener Zitate solche accessorische Muskelbündel. Le Double '97, S. 311 gibt dieselben Befunde wieder und nennt sie Verdoppelung des Soleus. Faßt man diese Fälle mit einigen Angaben von Macalister '73, S. 118 zusammen, so fällt das Gemeinsame des Ursprungs auf. Derselbe ist immer an die tibiale Seite gebunden, sei es, daß die Bündel von der Linea poplitea tibiae oder von der Fascie zwischen Soleus und den tiefen Muskeln, sei es, daß sie öfter von der Ventralseite des Soleus selbst ausgehen. Der Ursprung kann dabei weit distalwärts rücken (Bankart '69, S. 442); aber immer behält er seinen tibialen Charakter bei. Aus einem verschieden kräftigen Muskelbauche geht eine wohlausgebildete Sehne hervor, welche am medialen Rande der Achillessehne oder an der medialen Seite des Calcaneus inseriert. Nach einem von Le Double zitierten Fall erstreckte sich die Endsehne lateralwärts auf die Extremitas distalis der Fibula. Eine Deutung dieser Zustände findet sich bei Testut, welcher der Ansicht ist, daß die konstanten Beziehungen zum medialen Rande der Achillessehne und die regelmäßige Insertion am medialen Rande des Calcaneus ihn als Varietät des Plantaris anzusehen erlauben, abgesehen davon, daß ein solcher gleichzeitig vorhanden ist. Ich kann diese Ansicht nicht teilen, da die ontogenetischen Verhältnisse am Plantaris dagegen sprechen. Die fast ausschließlich medial erfolgende Anheftung und der tibiale Ursprung weisen eher auf eine Verstärkung des Soleus hin, die aus der ganzen Entwicklungsweise dieses Muskels sich wohl verstehen ließe; das nach Bankart doppeltgefiederte accessorische Bündel würde eine solche Ansicht rechtfertigen.

Eine gänzlich abweichende Anomalie wurde von Hinterstoisser '87, S. 411 beobachtet: »Aus der Muskelmasse des fibularen Kopfes (links ♂) entspringt ein 5 cm langer, $1^1/_2$ cm breiter Muskelbauch, die Faserung entspricht der Bündelrichtung des Stammuskels; sich allmählich verschmälernd, läuft er in eine $^1/_2$ cm breite platte, dünne Sehne aus, welche durch einen halbmondförmigen Schlitz der Gastrocnemiussehne tritt, im weiteren Verlauf aber an deren äußerem Rand nach abwärts zieht.« Diese Varietät unterscheidet sich wesentlich durch Ursprung und Verlauf von den vorhergenannten, aber auch durch die abweichende Insertion an der tiefen Unterschenkelfascie und der lateralen Seite der Extremitas distalis der Tibia. Eine Deutung für sie kann vorderhand nicht gegeben werden.

5. Einen Tensor des Sehnenbogens beschreibt Gruber II '78, S. 477. Es betrifft einen Fall, an welchem ein 2 cm langes, kaum 1 cm breites Bündel von der medialen Seite des Capitulum fibulae zum Sehnenbogen des Soleus zieht.

Die Varietäten des Soleus bei den Affen sind denen des menschlichen Soleus nicht vergleichbar. Ein Fehlen des tibialen Kopfes, beim Menschen nie vollständig ausgeprägt, soweit ich aus der mir zugänglichen Literatur beurteilen kann, ist bei den Affen die Regel. Das Auftreten eines solchen Kopfes muß bei ihnen als eine progressive Bildung gedeutet werden. Als atavistische Zustände sind diejenigen Fälle bei Affen zu betrachten, welche einen Zusammenhang mit dem lateralen Gastrocnemius oder mit dem Condylus lat. femoris bewahrt haben. Als Übergangsstufe haben die relativ zahlreichen Fälle zu gelten, bei welchen ein accessorischer Ursprung von der Rückfläche des Condylus lat. tibiae herkommt. Außer diesen und den früher erwähnten Fällen von Sehneneinlagerungen, welche einen Neuerwerb im strukturellen Bau bedeuten, sind mir weitere Varietäten des Soleus der Affen nicht bekannt geworden.

Ein Überblick über die Varietäten am menschlichen Soleus lehrt ihre große Seltenheit. Ein einwandfreies Fehlen des ganzen Soleus oder seines tibialen Ursprungs ist nie beobachtet worden. Als Endglied einer besonderen Entwicklungsrichtung muß die selbständige Insertion des Soleus am Calcaneus aufgefaßt werden. Einen progressiven Charakter möchte ich den accessorischen Muskelbündeln zuerkennen, welche auf der tibialen Seite ihren Ursprung nehmen. Für den überzähligen Fibularkopf des Soleus mit dem eigentümlichen Sehnenverlaufe sowie für das Vorkommen eines Spanners des Sehnenbogens ist eine Deutung nicht möglich.

XI. Anthropologische Ergebnisse.

Es ist mehrmals in dieser Arbeit auf Merkmale und Anschauungen über das Gebiet des Triceps surae hingewiesen worden, welche bei anthropologischen Forschungen mit Vorteil benützt werden können. Es kommen hier hauptsächlich drei Dinge in Betracht: 1. die rassialen Differenzen, bei denen ich ausschließlich auf Angaben anderer Autoren angewiesen bin, 2. die Unterschiede nach dem Geschlechte, und 3. Unterschiede im Auftreten verschiedener Zustände zwischen rechts und links. Für die Besprechung kommen die folgenden, einzeln zu behandelnden Merkmale in Betracht:

1. Ausbildung der Wade: Durch verschiedene Autoren wird die Schlankheit der Wade bei niederen Rassen betont. So sagte Bloch '09, S. 87, daß die Waden der Neger und Australier dünn und hoch seien. Dasselbe meldet Letourneau von den Nubiern, und Hamy (zitiert von Bloch) schreibt über die Somalis: »ils ont les jambes fusiformes qui dans bon nombre de cas, faisant avec le tors si bien développé, un contraste qui choque l'oeil.« Derselbe Autor fügt noch Aussagen von Fritsch und Weisbach an, und sämtliche sprechen übereinstimmend von einer schlanken, dünnen Wade bei farbigen Rassen. Über die Ursache dieser Erscheinung sind die Meinungen verschieden. Es herrschen hierüber hauptsächlich drei Ansichten: Marey (zitiert von Bloch '09), dessen experimentelle Versuche bei der Funktion des Triceps surae erwähnt worden sind, glaubt, daß die besondere Form der Gastrocnemii des Negers, nämlich längere Muskelbäuche, an der Schlankheit der Wade Schuld haben. Chudzinski '94, S. 494 bezweifelt dies; nach seiner Ansicht soll eine geringere Breiten- und Dickenentwicklung des Soleus und der Gastrocnemii die Wade des Negers in jener Form erscheinen lassen. Bloch kommt zu dem Schluß, daß die dünne Wade der verschiedenen Farbigen ein vorzügliches anthropologisches Merkmal sei und für eine ursprünglich einheitliche Negerrasse Zeugnis ablege. Da ich keine Untersuchungen an Negern habe anstellen können, so enthalte ich mich einer Beurteilung dieser Ansichten.

Was die Ausbildung der Wade bei den verschiedenen Geschlechtern anbelangt, so finde ich sie bei Frauen stärker entwickelt als bei Männern; sie beträgt 86 % der Tibialänge bei Frauen gegen 79 % bei Männern. Ich möchte für diese Differenz die ungleiche Ausbildung des subcutanen Fettgewebes verantwortlich machen, aber hinzufügen, daß diese Zahlen, an der Leiche entnommen, nicht ganz

zutreffend zu sein brauchen. Ein wesentlicher Unterschied zwischen rechter und linker Wade war nicht zu bemerken (s. Fig. 1).

2. Über Abweichungen im Ursprung der beiden Gastrocnemii fand ich keine Angaben. Ein gleich proximalwärts ausgedehnter Ursprung des medialen Kopfes, wie ihn Bryce '97, S. 613 von einem Neger meldet, ist auch beim Weißen sehr häufig. Ein geringer Unterschied ergab sich bei meinen Untersuchungen in der Höhe des Ursprungs des lateralen Gastrocnemius zwischen rechter und linker Seite. Die totale Muskellänge vom Calcaneus bis zum proximalsten Punkte der Ursprungsfasern war rechts um 1,9 % kürzer als links. Am medialen Gastrocnemius bestand keine Differenz. Einer Deutung dieser Erscheinung muß ich mich enthalten. Die bilaterale Asymmetrie kann vielleicht in Verbindung mit ihr gebracht werden. Auch kann die Abspaltung des Soleus vom lateralen Gastrocnemius vielleicht in Beziehung mit ihr stehen.

3. Im Sesambein des lateralen Gastrocnemius des Menschen lernten wir ein Rassenmerkmal kennen. Ich habe oben ausführlich über das ungleiche Vorkommen bei verschiedenen Rassen berichtet und hebe noch hervor, daß einerseits Differenzen bei einzelnen weißen Rassen bestehen, daß andererseits die Neger durch ein viel häufigeres Auftreten des Sesambeines bei ihnen sich von der Gesamtheit der Weißen deutlich unterscheiden. Daß das Alter nicht von Einfluß sei, darf als bewiesen gelten (S. 72). Dagegen sind die sexuellen Differenzen beträchtlich; Unterschiede zwischen rechts und links sind etwas geringer. Betreffs dieser Punkte verweise ich auf das früher Gesagte und die Tabellen 11—13. Ich mußte diese anthropologischen Details bereits der vergleichend-anatomischen Betrachtung einverleiben, um das Wesen der Sesambeine möglichst genau wiederzugeben.

Fördernd ist der Beitrag Pfitzners '92 über die Sesambeine des Menschen. Er teilt sie in zwei Gruppen, die der Hand und die des Fußes, und bringt sie in Beziehung zu Momenten der individuellen Entwicklung, der Profilierung des Skeletes, des Knochenbaues, der mechanischen Einwirkung durch vermehrte Arbeit und des Alters. Da aus diesen Merkmalen keine Erklärung für das verschiedene Auftreten derselben beim Menschen sich ergibt, so glaubte Pfitzner, die Vererbung allein verantwortlich machen zu dürfen, und zog diese Gebilde in den Kreis anthropologischer Beobachtungen, nach Korrelationen mit verschiedenen Merkmalen suchend. Pfitzners Resultate sind kurz folgende: 1. Die Körpergröße weist

insofern eine Beziehung auf, als das Maximum von Sesambeinen bei mittlerer Körpergröße vorkommt. 2. Der Längen- und Breiten-Index des Schädels steht in Korrelation, indem die mittleren Indices für den Fuß das Maximum (für die Hand das Minimum) von Sesambeinen erreichen. 3. Was die Haarfarbe betrifft, so sind die Sesambeine häufiger bei Dunkelhaarigen als bei Blonden. 4. Die Augenfarbe steht mit den Sesambeinen am Fuße in keiner Beziehung, während die der Hand häufiger mit dunklen Augen zusammentreffen. Man mag über den Wert dieser Ergebnisse denken wie man will, immerhin scheinen sie Beziehungen zwischen Vorkommen der Sesambeine und anthropologischen Merkmalen anzudeuten.

4. Die beiden Gastrocnemiusbäuche weisen weder zwischen rechts und links noch bei beiden Geschlechtern Differenzen auf. Die durch Chudzinski '94 gemachten Angaben, daß die beiden Köpfe beim Weißen breiter und dicker seien und daß die Ursprungssehne weiter distalwärts reiche als beim Neger, lassen keinen Vergleich zu, da der Autor seine Aussagen nur durch absolute Zahlen belegt hat.

5. Die Höhe des Überganges vom Muskelbauch in die Endsehne scheint Unterschiede bei den verschiedenen Rassen zu bieten. Loth '11, I u. II, gibt solche an; aber der Index, den er für die Neger erhalten hat, liegt innerhalb der Variationsbreite bei Zürchern (Kanton). Sollte das Material dem meinen an Zahl gleichgekommen sein, so wäre allerdings für das Mittel ein Unterschied erwiesen.

Zwischen rechts und links besteht ein sehr geringer Unterschied am lateralen Gastrocnemius, dessen Muskelbauch rechts im Mittel um 1 % der Tibialänge tiefer herunterreicht als links. Erachtete man einen derartigen Unterschied schon für genügend, so könnte man der linken Extremität einen progressiveren Charakter zusprechen als der rechten. Andere Merkmale weisen deutlicher darauf hin. Der mediale Bauch zeigt im Mittel keine Differenzen zwischen rechts und links; doch ist die Variationsbreite, wie früher erwähnt worden ist, rechts bedeutend größer als links.

Unterziehen wir die Länge der Gastrocnemiussehne vom Calcaneus bis zum distalsten Punkte des medialen und lateralen Bauches einem Vergleich mit großen und kleinen Tibiae, so ergibt sich, daß große Tibiae von verhältnismäßig kürzeren Sehnen und längeren Bäuchen, kleine Tibiae hingegen von längeren Sehnen und kürzeren Bäuchen begleitet werden. Als kleine Tibiae bezeichnete

ich solche von unter 335 mm, als lange solche von über 400 mm Länge; die Differenz ist folgende:

bei Tibiae unter	335	mm	beträgt	die	med.	Sehne	62 %			
- -	-	335	-	-	-	lat.	-	66 %		der
- -	über	400	-	-	-	med.	-	56 %		Tibialänge.
- -	-	400	-	-	-	lat.	-	60 %		

Diese Resultate stehen in direktem Gegensatz zu denen von Athabegian '03, der seine Schlußfolgerungen aus einem Vergleich der absoluten Größen zog, wodurch sie beinahe wertlos sind.

6. Über die Höhe der Verwachsung beider Gastrocnemii ist an vergleichendem Rassenmaterial sozusagen nichts bekannt. Testut '84, S. 305 II beobachtete an einem Buschmann eine etwas tiefere Verwachsung als gewöhnlich. Chudzinski gibt für sein reiches Material nur absolute Zahlen an; dasselbe gilt über die Höhe der Verwachsung mit dem Soleus. Beide Merkmale lassen nach meinen Untersuchungen keine sexuellen Differenzen erkennen, und zwischen rechts und links ist kaum ein Unterschied vorhanden. Rechts findet die Verwachsung durchschnittlich um 1 % tiefer statt (bezogen auf die Tibialänge) als links.

7. Die Beziehungen zwischen Gastrocnemius lateralis und Plantaris sind auf der rechten Seite deutlicher als auf der linken ausgeprägt. Beide Muskeln sind rechts in 22 % verschieden stark verwachsen, links nur in 15 %. Links hat sich also eine größere Unabhängigkeit herausgebildet. Diese Tatsache geht unzweifelhaft mit einem häufigeren Fehlen des linken Plantaris Hand in Hand. Bei 63 linken Extremitäten fehlte er 9mal (= 14,3 %), während unter 54 rechten Extremitäten ein Fehlen nur 3mal bemerkt wurde (= 5,5 %). Auch beide Geschlechter zeigen eine geringe Differenz: Frauen verhalten sich mit einem Fehlen von 13,3 % etwas progressiver als die Männer, bei denen der Plantaris in 9,4 % fehlt. Die Beziehungen des lateralen Gastrocnemius zum Plantaris und letzterer Muskel selbst bieten in anthropologischer Hinsicht interessante Verhältnisse.

8. Der Soleus hat, wie es scheint, fast keine eingehenden Untersuchungen erfahren. Chudzinski hält ihn bei den Farbigen für schmäler und dünner als bei den Weißen, bringt aber keinen Nachweis dafür. Es wäre lehrreich, festzustellen, wie die dem menschlichen Soleus aufgelagerten Muskelbündel zu dem Stammmuskel bei anderen Rassen sich verhalten, ob der fibulare Ursprung ebensoweit distalwärts gerückt ist wie beim Weißen, und ob sein tibialer Ursprung Differenzen zeigt. Forster ('04), beobachtete

wohl beim Papua-Neugeborenen einen schwachen tibialen Ursprung, schwächer als beim neugeborenen Weißen. Ob dieses Verhalten für die Papua im allgemeinen gültig oder ein besonderes Merkmal der Papua-Neugeborenen wäre, blieb unbekannt.

9. Funktion des Triceps surae. Nach verschiedenen Autoren (Chudzinski '94, Richet nach Le Double '97, Le Double selbst, Royer nach Bloch '09) soll der hintere Hebelarm am Fuße des Negers größer sein als der des Weißen. Volkow ('04) hat über dieses Merkmal Untersuchungen angestellt und gefunden, daß die physiologische Länge, (d. i. die Projektion der Hebelarme) des hinteren sowie des vorderen, beim Neger länger sei als beim Weißen. Anatomisch sei das Verhältnis umgekehrt. Volkow erklärt die letztere Tatsache mit der ungleichen Wölbung des Fußes bei den verschiedenen Rassen, welche beim Weißen am größten ist.

Es sei nicht unerwähnt, daß ein Unterschied in der Länge beider Hebelarme zwischen rechts und links bemerkbar ist, der sich besonders im Index ausprägt. Die linke Seite zeigt eine für die Kraftleistung günstigere Ausbildung durch einen längeren hinteren und einen etwas kürzeren vorderen Hebelarm. Ob dies mit Zuständen der bilateralen Asymmetrie zusammenhängt, vermag ich nicht zu bestimmen. Fig. 78 u. 79 veranschaulichen diese Befunde.

10. Die Ausbildung des Calcaneus bekundet die Neigung zur größeren Breitenentwicklung des Tuber: das linke weist eine etwas beträchtlichere Breite auf als das rechte (Fig. 80).

11. Varietäten des Triceps surae. Über ihr Vorkommen bei verschiedenen Rassen fehlt das Material. Ein dritter Kopf des Gastrocnemius wurde nach meinen Untersuchungen rechts ebenso häufig wie links angetroffen; auch scheint kein Geschlecht davon bevorzugt zu sein.

Eine Zusammenfassung dieser anthropologischen Ergebnisse läßt das Folgende hervortreten: Der Triceps surae zeigt bei verschiedenen Rassen Abweichungen in einzelnen Merkmalen. Ungleiche Wadenentwicklung, wechselndes Verhalten der Sesambeine und eine etwas verschiedene Ausbildung der Hebelarme bei verschiedenen Rassen sind erwiesen. Eine Differenz im Verhältnis von Gastrocnemiusbauch und -Sehne scheint zu bestehen. Weitere Merkmale bedürfen einer methodisch durchgeführten Prüfung. Sexuelle Differenzen liegen im Vorkommen der Sesambeine und im Fehlen des Plantaris zutage. Jene sind bei Zürchern männlichen Geschlechtes häufiger; der Plantaris fehlt seltener als beim weiblichen

Geschlecht, welches seltener ein Sesambein besitzt, aber häufiger eines Plantaris entbehrt. Die Elsässer verhalten sich betreffs des Sesambeines wie die Zürcher; bei den Russen herrscht ein gegenteiliges Verhalten vor. Unterschiede zwischen beiden Extremitäten sind die folgenden: rechts ist ein Sesambein häufiger anzutreffen als links; auch ist der Plantaris regelmäßiger auf der rechten Seite vorhanden und zeigt hier innigere Beziehungen zum lateralen Gastrocnemius als links. Beide Tatsachen sprechen für ein progressiveres Verhalten an der linken Extremität, was sich auch in der Ausbildung der Hebelarme, in einer etwas höheren Verwachsung der Gastrocnemii unter sich und mit dem Soleus sowie in einer ganz geringen Verkürzung des lateralen Gastrocnemiusbauches der linken Seite kund tut. Auf welche Ursachen diese ungleiche Entwicklung beider Extremitäten zurückzuführen sei, bleibt eine offene Frage. Hiervon unabhängig ist die Tatsache, daß große und kleine Tibiae ein verschiedenes Verhältnis von Gastrocnemius-Bauch und -Sehne aufweisen: die großen Tibiae sind von längeren Bäuchen und kürzeren Sehnen, kleine Tibiae von kürzeren Bäuchen und langen Sehnen begleitet.

XII. Schlußzusammenfassung.

Wenn ich die Hauptergebnisse dieser Untersuchungen zusammenfasse, so kann dies in aller Kürze geschehen, da am Ende jedes Abschnittes bereits eine Übersicht der Resultate gebracht ist.

Im Profil der Hinterfläche des Unterschenkels prägen sich einige Merkmale aus, welche den menschlichen Triceps surae bereits bei äußerer Betrachtung von dem sämtlicher Primaten und niederen Säugetiere scharf unterscheiden. Starke Ausbildung und hohes Hinaufreichen der Bäuche des Gastrocnemius bilden die Grundlage der typisch menschlichen Wade. Die Profilierung derselben wird erst durch die proximalwärts gerückte Insertion der Unterschenkelbeuger vollkommen, ebenso durch die besonders starke Ausbildung der Fascia cruris und durch die Schlankheit der distalen Unterschenkelhälfte.

Die morphologischen Verhältnisse des Triceps surae. Ursprung. Die Ausbildung der einzelnen Glieder des Triceps surae ist in der Wirbeltierreihe eine sehr verschiedene. Ein lateraler Gastrocnemius mit einem an der lateralen Fläche des Femur liegenden Ursprung ist bis zu den Amphibien hinunter zu verfolgen. Er zeigt bis zum Menschen herauf selten Abweichungen in seinem alt-

ererbten Ursprungsgebiete. Er fehlt nur in dieser Eigenschaft bei den Monotremen und ist ganz auf die Fibula übergetreten, was im Zusammenhang mit der Bildung eines Soleus zu stehen scheint. Der mediale Gastrocnemius, der immer als ein konstanter Muskel in der Wirbeltierreihe gegolten hat, erwirbt erst im Laufe der Phylogenie und Ontogenie seine bekannte Stellung im Gebiete des Triceps surae. Er fehlt bei den niederen Wirbeltieren und sondert sich erst allmählich in der Tierreihe sowie in frühembryonalen Stadien des Menschen vom lateralen Gastrocnemius ab. Er breitet sich, einmal angelegt, verhältnismäßig schnell vom lateralen zum medialen Condylus femoris aus. Spuren seiner Wanderung hinterläßt er im sog. dritten Kopf des Gastrocnemius. Bei niederen Säugetieren erfolgt seine Anheftung auf der tibialen Seite in sehr verschiedener Höhe; auch bei den Primaten variiert die Höhe des Ursprungs noch bedeutend. Der Muskel greift mit dem Ursprunge bei niederen Affen zuweilen weit auf die Tibia distalwärts herunter und behält dabei eine rein dorsale Lage. Er ist bei den Anthropomorphen und dem Menschen stark median- und proximalwärts verschoben, nimmt aber zugleich in sehr verschiedenem Grade die bei der Wanderung berührten Gebiete des Planum popliteum mit Ursprungsportionen in Anspruch. Der Soleus ist der phylogenetisch am spätesten auftretende Muskel. Er ist erst bei den Insectivoren wohlausgebildet anzutreffen. Tiefer stehende Abteilungen zeigen den Soleus höchstens als Bündel, welche vom lateralen Gastrocnemius sich abgetrennt haben. Seine Ausbildung bei den höheren Abteilungen wechselt zwischen stark reduzierten und wohldifferenzierten Formen. Der Soleus tritt bei den Primaten ganz regelmäßig und gut entwickelt auf. Er besitzt nur in wenigen Fällen bei ihnen einen Ursprung am Condylus later. femoris und läßt dann den ursprünglichen Zusammenhang mit dem lateralen Gastrocnemius noch erkennen. Von diesem hat er sich im Laufe der Entwicklung abgespalten, um sich dann als eingelenkiger Muskel zu bekunden. Accessorische Sehnenbündel erinnern bei den niederen Affen noch oft an jenen Zusammenhang; sie entspringen an der Rückfläche des Condylus later. tibiae. Der Soleusursprung hat beim Menschen schon in der ersten Anlage sich vom Ursprunge des Gastrocnemius losgelöst. Die Ontogenie hat in diesem Falle die phylogenetischen Verhältnisse übersprungen, was sich aus der Bedeutung des Soleus für den aufrechten Gang erklärt, welcher tiefgreifende Umänderungen in der Muskulatur voraussetzt. In Anpassung an neu erwachsene Aufgaben

breitet sich der Ursprung des Soleus beim Menschen distalwärts auf die Fibula und medio-distalwärts auf die Tibia aus. Eine tibiale Anheftung ist bereits bei Gorilla, eine vergrößerte fibulare bei Schimpanse zu finden.

Wie im Ursprung so zeigen die drei Glieder des Triceps surae auch im Bau einen inneren Zusammenhang. Der laterale Gastrocnemius als eigentlicher Stammuskel, von welchem die beiden anderen Muskeln sich herleiten, zeigt in der Primatenreihe ein einheitliches Verhalten. Er ist bei den Affen relativ kräftig und mit einem ihm aufgelagerten Verstärkungsmuskel ausgestattet, welcher aus der Verwachsung mit dem Plantaris hervorgeht. Er ist beim Menschen ebenfalls stark, steht aber dem medialen Kopfe gegenüber an Mächtigkeit bedeutend zurück und entbehrt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle einer aufgelagerten Muskelschichte. Der laterale Gastrocnemius wechselt seine Mächtigkeit nur wenig von den niedersten Affen an bis zum Menschen hinauf. Der mediale Gastrocnemius ist bei niederen Affen immer schwächer und durchweg einfacher gebaut als der laterale. Er ist beim Menschen bedeutend kräftiger als der laterale, und außerdem meistens mit einer verstärkenden Muskelschichte auf seiner ventralen Fläche ausgestattet. Er übertrifft dadurch den medialen Kopf der Affen hochgradig an Mächtigkeit. Die Anthropomorphen neigen zu einer gleichmäßigen Ausbildung beider Köpfe hin und sind die Vermittler zwischen den niederen Affen, bei denen das fibulare, und dem Menschen, bei dem das tibiale Gebiet prävaliert. Eine ähnliche Machtverschiebung äußert sich am Soleus. Er ist bei den Affen ausschließlich ein fibularer Muskel. Er verschiebt sich beim Menschen während der Ontogenie auf die tibiale Seite, zugleich unter ansehnlicher Veränderung seines Baues. So treffen wir auf der einen Seite einen einfach gebauten Soleus bei den Affen, auf der anderen Seite einen äußerst kompliziert gebauten Soleus beim Menschen an. Letzterer läßt sich in seinen Grundzügen vom ersteren ableiten. Durch sehr verschiedenartig eingelagerte Zwischensehnen empfängt der Muskel beim Menschen Zuwachs auch an muskulösen Elementen, die zu erhöhter Kraftleistung befähigen. Die bei einigen Affen auftretenden Sehneneinlagerungen sind als erste unbedeutende Anfänge einer gleichsinnigen Differenzierung zu deuten. Das ganze Verhalten des Soleus berechtigt dazu, ihn zur Reihe der progressiven Muskeln zu zählen.

Was die Begünstigung der fibularen und tibialen Seite durch die Muskulatur betrifft, so ist bei den niederen Affen der laterale

Muskelbauch, beim Menschen der mediale der längere. Die Anthropoiden verhalten sich in diesem Fall wie der Mensch.

Die Muskelbauchlänge weist bei den Arten große Verschiedenheiten am medialen, geringere am lateralen Gastrocnemius auf. Die Anthropomorphen mit außerordentlich langen Bäuchen entfernen sich von den übrigen Primaten. Die Bäuche treten beim Menschen hoch oben in die Endsehne über. Die niederen Affen und *Hylobates* halten diesbezüglich die Mitte. Die Mächtigkeit der Muskelbäuche ist nicht von deren Länge, sondern von der Dicke und Breite derselben und von der Länge der Muskelbündel abhängig. Aus der Kombination dieser Merkmale läßt sich unter Berücksichtigung der Hebelarmlängen des Fußes, auf welche die Muskeln einwirken, ein Urteil über die Kraftleistung der einzelnen Muskeln sowie deren Gesamtheit abgeben.

Die Verwachsung beider Gastrocnemii muß nach zwei Gesichtspunkten beurteilt werden: 1. nach der Art der Verwachsung und 2. nach ihrer Höhe. Die Art der Verwachsung kann entweder durch die einfache Durchkreuzung einzelner Elemente der Insertionssehnen oder durch Bildung einer Zwischensehne gegeben sein, welche von diesen ausgeht. Mit dem ersten Typus ist meistens eine tiefe Verwachsung vergesellt; er ist für die Mehrzahl der Affen typisch. Die Verwachsung vermittelst Zwischensehne setzt weit proximalwärts ein und ist für den Menschen bemerkenswert. Übergänge von der einen zur anderen Differenzierungsrichtung sind häufig.

Die gemeinsame Gastrocnemius-Endsehne zeigt in der Primatenreihe einen ganz charakteristischen Bau, der sich bis zu den niederen Säugetieren zurückverfolgen und durch die Befunde der vergleichenden Anatomie und Ontogenie sich erklären läßt. Die Sehnenfasern des medialen Bauches gelangen lateral-distalwärts zur dorso-lateralen Seite des Calcaneus, diejenigen des lateralen Kopfes ziehen ventral von diesen zum medialen Rand und zur Vorderseite des Tuber calcanei. Dabei schieben sich die einzelnen Elemente fächerartig vor- bzw. hintereinander. Die fertig ausgebildete Anheftungsweise der Sehnenbündel entspricht derjenigen einer frühen Anlage. Durch die medianwärts erfolgte Wanderung des medialen Gastrocnemiuskopfes und das Verharren der distalen Sehnenteile an der ursprünglichen Insertionsstelle hat der für die Gastrocnemiussehne charakteristische Bau sich ausgebildet.

Die Verwachsung des Soleus mit den Gastrocnemii ist der ursprüngliche Zustand. Er hat sich am meisten beim Menschen

erhalten; die Mehrzahl der Fälle bewahrte eine sehr ausgedehnte Verwachsung. An den Menschen schließen sich mit einer ebenfalls hohen Verwachsung die Prosimier, Platyrrhinen und Hylobatiden an. Die Anthropomorphen neigen zu einer größeren Trennung beider Muskeln hin und lehnen sich an die Zustände bei den niederen Catarrhinen an, bei welchen die Trennung sich ganz oder bis unmittelbar über den Calcaneus hin vollzogen hat. Bei den Primaten, mit Ausnahme der niederen Catarrhinen und der besonders stark differenzierten Fälle beim Menschen, erstreckt sich die Verwachsung des Soleus noch bis auf den fleischigen Teil der Gastrocnemii hinauf. Die erwähnte hochgradige Differenzierung des menschlichen Soleus führt zur Bildung der sog. »Achillessehne« und der »selbständigen Gastrocnemiussehne«.

Die Bezeichnung Achillessehne ist nur auf die menschliche Tricepsendsehne anwendbar. Da diese bei den meisten Affen einen anderen Bau und eine andere Form als die menschliche Sehne besitzt, so ist es zweckmäßig, als gemeinsame Benennung »Endsehne des Triceps surae« zu wählen. Die Insertion derselben erfolgt immer am Tuber calcanei, bei den niederen Affen etwas tiefer als beim Menschen. Ein Zusammenhang mit der Plantarfascie wird nur noch bei den Affen und zwar sehr selten durch faserige Elemente angedeutet.

Der Triceps surae gelangt durch den lateralen Gastrocnemius in verschieden innige Beziehungen zum Plantaris: 1. proximal im Anschluß an den Ursprung beider Muskeln und 2. distal vermittelst ihrer Endsehnen. Die proximale Verwachsung gibt zur Bildung einer oberflächlichen Muskelschicht Anlaß, welche den Gastrocnemius lateralis bei den meisten Affen nicht unerheblich verstärkt. Die Reductionserscheinungen am Plantaris, welche bei den Anthropoiden zu einem fast völligen Verschwinden des Muskels geführt haben und beim Weibe besonders häufig sind, lassen zwei Entwicklungsrichtungen erkennen: 1. eine vollständige Trennung beider Muskeln im proximalen Teil, welche mit einer allmählichen Reduction im distalen Gebiete gepaart ist, 2. eine Verschmelzung der Muskeln von den Endsehnen aus, welche in weiter fortgeschrittenen Fällen auf die proximalen muskulösen Abschnitte übergreift. Der ersten Entwicklungsreihe gehört vorzüglich der Mensch an. Bei ihm ist der Plantaris in der Regel bis zum Ursprung hin getrennt; und die Endsehne verrät durch eine wechselnde, häufig abnorme Insertion die Neigung zu proximalem Hinaufrücken. Wenige niedere Affen

und Hylobatiden lassen eine gleiche Art der Reduction erkennen. Die Mehrzahl der Affen, die Hylobatiden inbegriffen, und seltene Fälle beim Menschen besitzen einen auf dem Wege der Verschmelzung rückgebildeten Plantaris. Der Plantaris wird bei den Hylobatiden sowohl in einer wohlentwickelten Form als auch in allen Stadien der Reduction bis zur völligen Verschmelzung angetroffen. In den Fällen völliger Rückbildung läßt die Struktur des lateralen Gastrocnemius den verschmolzenen Plantaris immer noch erkennen. Derartige Andeutungen fehlen bei Orang und Gorilla. Es ist deshalb fraglich, ob der Plantaris bei ihnen auf dem Wege der Verschmelzung oder auf eine andere Art der Reduction anheimgefallen ist.

Bei den meisten Primaten tritt in den Ursprungsteilen der Gastrocnemii ein Sesambein auf. Es ist ein echtes Skeletstück mit rudimentärem Charakter. Seine Entstehung ist von mechanischen Momenten nicht abhängig. Hiergegen spricht die verschiedene Lage des Knochens bei den Affen und beim Menschen. Ein Sesambein tritt bei den niederen Affen, ausgenommen *Nycticebus*, in beiden Köpfen auf. Es fehlt bei den Anthropomorphen regelmäßig und ist beim Menschen nur im lateralen Gastrocnemius zu finden. Als sehr seltene Varietät ist es auch im medialen Kopfe gefunden worden. Die bevorzugte Ausbildung des lateralen Sesambeines bei den Affen, die zuweilen auftretenden Abortivformen des medialen, sowie die Verhältnisse beim Menschen berechtigen zur Annahme, daß das laterale Sesambein gemäß dem stabileren Wesen des lateralen Gastrocnemius sich häufiger als das mediale erhält. *Ateles* und *Hylobates* liegen in entgegengesetzter Entwicklungsrichtung. Das mediale Sesambein ist bei ihnen besser ausgebildet. Es kann abortiver Natur sein und auch fehlen, indessen das laterale Sesambein stets vermißt wird. Das Vorkommen des lateralen Sesambeines beim Menschen läßt es in anthropologischer Hinsicht bedeutsam erscheinen: es sind Rassen- und Geschlechtsdifferenzen vorhanden.

Die Innervation des Triceps surae erfolgt in der ganzen Primatenreihe durch Äste des N. tibialis.

Die Funktion des Muskels beruht bei allen Primaten in einer Streckung des Fußes. Beim Gorilla beginnt mit der Veränderung des morphologischen Baues des Soleus eine Arbeitsteilung sich einzuleiten. Diese ist beim Menschen sehr deutlich durchgeführt. Die Streckung des menschlichen Fußes ist hauptsächlich den Gastrocnemii überlassen, während der Soleus vornehmlich die Aufrechthaltung und Fixierung des Unterschenkels übernimmt. Der Soleus unter-

stützt in Fällen, wo er zur Ausübung seiner Funktion nicht beansprucht wird, die Gastrocnemii in der Tätigkeit. Die verschiedene Ausbildung der Hebelarme am Fuße tritt mit der ungleichen Mächtigkeitsentwicklung des Triceps surae bei den einzelnen Species in Wechselbeziehung, wodurch das für die betreffende Lokomotionsart erforderte Maß von Energie je erreicht wird. Das Verhältnis des hinteren Hebelarmes zum vorderen Arme steht in Korrelation mit der Bewegungsart des Individuums.

Breite und Höhe des Tuber calcanei weisen eine gleiche Korrelation auf.

Varietäten im Bereich des Triceps surae des Menschen fallen meistens den Gastrocnemii zu. Die einen lassen sich durch die vergleichend anatomischen Befunde und durch die Ontogenie erklären. Dazu gehören das Fehlen oder die Reduction des lateralen Gastrocnemius, die stärkere Entwicklung desselben und das Auftreten eines dritten Kopfes. Die anderen Varietäten finden eine Deutung in besonderen Differenzierungsbestrebungen gewisser Primatengruppen. Zu ihnen gehören die Trennung beider Gastrocnemiusköpfe bis zum Calcaneus und die getrennte Insertion von Gastrocnemius und Soleus. Der phylogenetisch spät auftretende M. soleus läßt regressive Varietäten nicht erkennen. Die selten an ihm auftretenden accessorischen Muskelbündel müssen als progressive Erscheinungen aufgefaßt werden.

Über rassiale Verschiedenheiten des Triceps surae kann mangels methodisch durchgeführter Untersuchungen an fremden Menschenrassen ein definitives Urteil nicht abgegeben werden. Über einige Merkmale, wie Wadenentwicklung, Sesambein des lateralen Gastrocnemius und Hebelarmlänge, liegen Anzeichen von Rassenunterschieden vor. Andere Merkmale bedürfen noch einer genauen Untersuchung. Geschlechtsdifferenzen finden sich im Vorkommen eines Sesambeines und in den Beziehungen des lateralen Gastrocnemius zum Plantaris. Das weibliche Geschlecht verhält sich in beiden Merkmalen progressiver als das männliche. Zwischen rechts und links kann ein deutlicher Unterschied wahrgenommen werden. Die linke Extremität zeigt gegenüber der rechten in einer großen Zahl von Merkmalen ein progressiveres Verhalten. Bemerkenswert ist, daß große Tibiae von verhältnismäßig längeren Bäuchen und kürzeren Sehnen der Gastrocnemii, kurze Tibiae von kürzeren Bäuchen und längeren Sehnen begleitet werden.

Die Ursachen für die Veränderungen der einzelnen Merkmale

am Triceps surae lassen die drei Glieder des Muskels ungleichwertig erscheinen:

Der laterale Gastrocnemius als Überbleibsel eines ursprünglich einheitlichen Muskels ist wenigen Veränderungen ausgesetzt, da er die alte, dem ursprünglichen Muskel anvertraute Funktion bewahrt. Er überträgt die ihm innewohnenden Eigenschaften weiter und weiter und bewahrt einen stabilen Charakter, welchen wir oft an ihm haben bemerken können.

Der mediale Gastrocnemius als der phylogenetisch und ontogenetisch später auftretende Muskel ist von funktionellen Einflüssen viel abhängiger. Sie lassen starr vererbte Eigenschaften an ihm mehr zurücktreten auf Kosten neu erworbener Merkmale.

Der Soleus, welcher infolge hochgradig gesteigerter Kraftanforderungen an Unterschenkel und Fuß allmählich von dem lateralen Gastrocnemius sich völlig loslöst und zu einem sehr selbständigen Muskel wird, erreicht seine höchste Entwicklungsform beim Menschen. Angepaßt an die Bewegungsart und die Körperhaltung, ist sein Bau im Groben und Feinen stets als das Produkt der von ihm verlangten Kraftleistung zu erkennen. Er trägt eine Reihe von Merkmalen an sich, welche auf dem Wege progressiver Entwicklung sich eingestellt haben.

Literaturverzeichnis.

Alix '69. Discussion sur le transformisme (Suite). Bull. de la Soc. d'Anthrop. II. Sér. IV. 4. p. 559.

Arnbäck-Christie-Linde, A., '07. Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu andern Säugetieren. Morph. Jahrbuch. XXXVI. Heft 4. 1907.

Athabegian, L., '03. Über die Lage der Achillessehne bei verschiedenen Fußstellungen und bei Kontraktion der Wadenmuskulatur. Mitteilungen aus d. orthopäd. Institut von Dr. Lüning und Dr. Schultheß, Zürich. Wiesbaden. 1903. Diss. med.

Bankard, J., Pye-Smith and Philipps '69. Notes of abnormities observed in the dissecting room. Guy's Hosp. Rep. Ser. 3. Vol. XIV.

Barnard, W., S., '75. Observations on the membral musculation of Simia satyrus and the comparative myology of man and the apes. Proceed. of the Americ. Association. August 1875.

Bellini '92. Observations anatomiques sur les insertions des muscles. Bull. de la Soc. anatomique de Paris. 1892.

Bischoff, Th., '70. Beitrag zur Anatomie des Hylobates leuciscus. Abhandl. der königl. bayr. Akad. d. Wissenschaften. X. 3. Abt. München. 1870.

Bischoff, Th., '79. Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Ibid. XIII. Abt. 3. München. 1880.

Bloch, Ad., '09. La grosseur du mollet comme caractère anthropologique. Bull. de la soc. d'Anthrop. de Paris. X. No. 2. 1909. p. 87.

Boegle, C., '85. Über den Mechanismus des menschlichen Ganges. Dissert. München. 1885.

Bourgery 1831. Traité complet de l'anatomie de l'homme. Paris 1831. T. I. p. 130; T. II, p. 103.

Brown, A., E., '01. On some points in the Phylogeny of the Primates. Proc. of the Acad. for Nat. Sc. of Philadelphia. Vol. 53. p. 119—125.

Bryce, H., '97. Notes on the myology of a Negro. Journ. of Anat. and Physiol. XXXI. p. 607. 1897.

Champneys, B., A., '72. On the muscles and nerves of a Chimpanzee and a Cynocephalus anubis. Journ. of Anat. and Physiol. VI. p. 176. 1872.

Chapman, H., C., '78. On the structure of the Gorilla. Proceed. of the Acad. for Nat. Sc. of Philadelphia. 1878. p. 385.

—— '79. On the structure of the Chimpanzee. Ibid. 1879.

—— '80. On the structure of the Orang-Outang. Ibid. 1880.

Chudzinski '94. Quelques observations sur le muscle jumeau de la jambe. Bull. de la Soc. d'Anthr. de Paris. V. 4. Sér. p. 486—499.

Cuyer '93. Anomalies musculaires. Bull. de la Soc. d'Anthr. Paris. Octobre 1893. p. 468.

Deniker, J., '85. Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoides. Arch. de zool. expér. et générale. 2. Sér. III. T. 1885.

Duvernoy '55/56. Caractères anatomiques des grands singes pseudo-anthropomorphes. Arch. du Mus. d'hist. nat. VIII. Paris. 1855/56. p. 92, 140.

Ellenberger und Müller, bzw. Baum '96. Handbuch der vergl. Anatomie der Haustiere. Berlin. 1896.

Fick, R. '95. I. Vergl. anat. Studien an einem erwachsenen Orang-Utang. Arch. für Anat. und Physiol., Anat. Abt.

—— '95. II. Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utang und an einem Schimpansen. Ibid.

Forster, A., '04. Das Muskelsystem eines männlichen Papua-Neugeborenen. Abh. d. K. Leop.-Carol. Akad. LXXXII. No. 1. S. 1—140. 1904.

Fürbringer '88. Über die Morphologie und Systematik der Vögel. II. p. 1066. Amsterdam 1888.

Fürbringer-Gegenbaur '09. Lehrbuch der Anatomie. 8. Aufl. Leipzig. 1909.

Fürst, C., M., '03. Der Musculus Popliteus und seine Sehne. Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. XIV. Lund. 1903.

Gegenbaur, C., '03. Lehrbuch der Anatomie des Menschen. I. 7. Aufl. Leipzig. 1903.

Gillette '72. Des os sésamoides chez l'homme. Journ. de l'anatomie. VIII. 1872.

Glaesmer, E. '08. Untersuchung über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säugetiere. Morphol. Jahrbuch. XXXVIII. Heft 1 u. 2. 1908. S. 36.

—— '10. Die Beugemuskeln am Unterschenkel und Fuß bei Insectivoren, Marsupialiern, Edentaten, Prosimiae und Simiae. Morph. Jahrbuch. XLI. Heft 1 u. 2. 1910.

Gratiolet et Alix '66. Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubrii. Nouv. Arch. du Mus. Hist. Nat. II. 1866.

Gruber, W., '75. Monographie über Ossicula sesamoidea in den Sehnen des M. gastrocnemius etc. Mém. de l'Acad. d. Sc. de St. Pétersbourg. XXII. Sér. 7. 1875.

—— '78. Über den Sehnenbogen des M. soleus und seine ungewöhnlichen Spannmuskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878.

—— '78. Über den normalen M. peroneo-tibialis bei den Hunden. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1878. S. 438.

Günther, K. '09. Vom Urtier zum Menschen. Stuttgart. 1909.

Halliburton, W., D., '81. Remarkable Abnormality of the M. Biceps Flexor Cruris. Journ. of Anat. and Physiol. XV. 1881.

Hamy '82. Sur l'anthropologie des Somalis. Bull. Soc. d'Anthrop. Paris. 1882. p. 697.

Henle, J., '71. Handbuch der syst. Anatomie des Menschen. I. Bd. 3. Abt. 1871.

Hepburn, D., '92. The comparative anatomy of the muscles and nerves of the superior and inferior extremities of the Anthropoid Apes. Journ. of Anat. and Phys. XXVI. 1892. p. 149—186, 324—356.

Hinterstoisser, H., '87. Über einige seltene Muskelvarietäten. Medic. Jahrbücher. Wien. 1887, neue Folge.

Hoffmann, C. K., '78 und 84. Aus Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Abt. 2: Amphibia; Abt. 3: Reptilia; (Bd. VI: Wirbeltiere). 1878 und 1884.

Humphry, G. M., '67. On some points in the anatomy of the Chimpanzee. Journ. of Anat. and Physiol. I. 1867. p. 254.

—— '68. On the myology of Orycteropus capensis and Phoca communis. Journ. of Anat. and Physiol. II. 1868. p. 314.

—— '70. The myology of the limbs of the Unau, the Aï, the two-toed Anteater and the Pangolin. Ibid. VI. p. 59.

—— '72. Muscles in vertebrate animals. Ibid. VI. 1872.

Hyrtl, J., '38. Physiolog.-anat. Bemerkungen über d. Kniegelenkknorpel. Med. Jahrb. des österr. Staates. XXVI. 1838. S. 31.

Klaatsch, H., 00. Der kurze Kopf des M. biceps femoris und der Tenuissimus. Morph. Jahrbuch. XXIX. 2. Heft. 1900.

Kohlbrugge, J., H. '90. Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. (Muskeln und Nerven). Zool. Ergebn. einer Reise in Niederländ. Ost-Indien. 2. Heft. Leiden. 1890.

—— '97. Muskeln und periphere Nerven der Primaten, mit bes. Berücksichtigung ihrer Anomalien. Verhandl. der K. Acad. d. Wissensch. zu Amsterdam. V. 2. Sér. 1897.

Langer, C., '79. Die Muskulatur der Extremitäten des Orang als Grundlage einer vergl.-myolog. Untersuchung. Sitz.-Bericht der k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. LXXIX. März 1879. S. 177—222.

Lazarus, S. P., '96. Zur Morphologie des Fußskeletes. Morph. Jahrbuch. XXIV. Heft 1. 1896.

Leche, W., '98. Bronns Tierreich. Mammalia. Leipzig. 1898.

Le Double, A., '97. Traité des variations du système musculair de l'homme et leur signification au point de vue de l'Anthrop. zoologique. Paris. 1897.

Loth, E., '08. Die Aponeurosis plantaris in der Primatenreihe. Morph. Jahrbuch. XXXVIII. Heft 1 u. 2. 1908.

Loth, E., '09. Der heutige Stand unserer Kenntnisse über die Phylogenie des menschl. Fußes. Sitz.-Berichte der Warschauer Gesellsch. der Wissenschaften. Lief. 8. 1909.

—— '11. I. Über die Notwendigkeit eines einheitlichen Systems bei der Bearbeitung der Rassenweichteile. Verhandl. der Gesellsch. deutsch. Naturf. und Ärzte. Karlsruhe. 1911.

—— '11. II. Anthropologische Beobachtungen am Muskelsystem der Neger. Korresp.-Blatt der deutsch. Gesellsch. für Anthrop., Ethnogr. und Urgesch. 1911.

Macalister, A., '69. On the arrangement of the pronator muscles in the limbs of vertebrate animals. Journ. of Anat. and Phys. III. 1869. p. 335.

—— '73. I. The muscular anatomy of the Gorilla. Proceed. of the Roy. Irish Acad. of Sc. I. 1873. p. 501—506.

—— 73. II. Observations on muscular anomalies in human anatomy. Transact. Roy. Irish Acad. XXV. Ser. 3. 1873.

Martin, P., '04. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. II. Stuttgart. 1904.

Meckel '28. System der Vergl. Anatomie. 3. Teil. S. 417.

Mivart and Murie '65. Observations on the Anatomy of Nycticebus tardigradus. Proceed. Zool. Soc. of London. 1865. p. 250.

—— '72. On the Anatomie of the Lemuroidea. Transactions of the zool. Soc. VII. 1. T. 1872.

Mollison, Th., '10. Die Körperproportionen der Primaten. Morph. Jahrbuch. XLII. Heft 1/2. 1910.

Murie, J., '72. On the Malayan Tapir. Journ. of Anat. a. Phys. VI. 1872. p. 162—164.

Ost, W., '77. Über das Vorkommen eines Sesambeines in den Ursprungssehnen des M. gastrocnemius des Menschen. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. II. 1877. S. 309.

Parson, G. '94. On the morphologie of the Tendo-Achillis. Journ. of Anat. and Physiol. XXVIII. 1894. p. 414.

—— '98. The muscles of mammals with special relations to human myology. Journ. of Anat. and Physiol. XXXII. 1898. p. 750.

Paterson, A. M., '94. The origin and distribution of the nerves to the lower limb. Journ. of Anat. and Physiol. XXVIII. p. 88, 177.

Pfitzner, W., '92. Die Sesambeine des menschlichen Körpers. Morph. Arbeiten. 1892. S. 517—62.

Playfair and Murrich '04. The phylogeny of the crural flexors. The Americ. Journ. of Anatomy. IV. Baltimore. p. 33—76.

Poirier '86. Contribution à l'anatomie du genou. Le progrès médical. III. Avril 1886. p. 331, 347.

Portal 1884. Anatomie medicale. II.

Primrose '99. The anatomy of the Orang-Outang. Transact. of the Canad. Inst. VI. p. 507.

Pye, Smith, Howse and Colley '71. Notes of abnormalities observed in the dissecting room 1868/69 and 1869/70. Guy's Hospital Reports. XVI. 3. Ser. p. 147—64.

Ranke, Joh., '87 und '11. Der Mensch. Leipzig. 1887 u. 1911. S. 458/59 bezw. 495.

—— K., '97. Muskel- und Nervenvarietäten der dorsalen Elemente des Plexus ischiadicus der Primaten. Arch. f. Anthr. XXIV. S. 117.

Rauber-Kopsch '06. Lehrbuch der Anatomie. III. Leipzig. 1906.
Rothschuh, E., '88. Über die Fußmuskeln der Primaten und des Menschen. Diss. med. München. 1888/89.
Ruge, G., '08. Präparierübungen an der menschl. Leiche. I u. II. Leipzig. 1908. S. 72, 108.
—— '92. Der Verkürzungsprozeß am Rumpfe der Halbaffen. Morph. Jahrbuch. XVIII. Heft 2. S. 322.
Sawalischin, M., '11. Der M. flex. communis brevis digit. pedis in der Primatenreihe. Morph. Jahrbuch. XLII. Heft 4. 1911.
Schlaginhaufen, O.. '05. Das Hautleistensystem der Primatenplanta. Morph. Jahrbuch. XXXIII und XXXIV. Heft 4 u. 1. 1905/06.
Schmidt '12. Wörterbuch der Biologie. Leipzig. 1912.
Schomburg, H., '00. Untersuchungen der Entwicklung der Muskeln und Knochen des menschl. Fußes. Diss. med. und Preisschrift Göttingen. 1900.
Schwalbe, G., und Pfitzner, W., '94. Varietäten-Statistik und Anthropologie. Schwalbe, Morph. Jahrbuch. III. 1894. S. 472, 486.
Sömmering, Th., 1791. Vom Bau des menschl. Körpers. I. Frankfurt. 1791. S. 435.
Sommer, A., '06. Das Muskelsystem des Gorilla. Habilit.-Schrift. Würzburg. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. XLII. Heft 1. S. 180.
Spalteholz, W. Handatlas der Anatomie des Menschen. Leipzig. 1907.
Stieda, L., '02. Über die Sesambeine des Kniegelenks. Verhandl. der anat. Gesell. zu Pavia. 1902.
Sutton, J., B., '84. On some points in the Anatomy of the Chimpanzee. Journ. of Anat. and Physiol. XVIII. 1884. p. 79.
Testut, L., '84. I. Les anomalies musculaires chez l'homme. Paris. 1884.
—— '84. II. Dissection d'un Boschiman. Nouv. arch. du Mus. d'hist. nat. Paris. 1884. Tom VII.
Turner, W., '79. Notes on the dissection of a negro. Journ. of Anat. and Physiol. XIII. 1879. p. 382—86.
—— '80. Ibid. XIV. 1880. p. 244—48.
—— '97. Ibid. XXXI. 1897. p. 624—26.
Villiger, E., '08. Die periphere Innervation. Leipzig. 1908.
Volkow, M., '04. Variations squelettiques du pied chez les primates et dans les races humaines. Bull. Soc. d'Anthr. 1904. p. 306.
Vrolik, W. '41 Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpansé. Amsterdam. 1841.
Weber, Ed. '49 u. '51. Über die Gewichtsverhältnisse der Muskeln, bezw. Über die Längenverhältnisse der Fleischfasern der Muskeln im allgemeinen. Ber. über d. Verhandl. der k. sächs. Ges. der Wissensch. zu Leipzig. 1849 und 51.
Wichmann, R., '00. Die Rückenmarksnerven und ihre Segmentbezüge. Berlin 1900.
Wiedersheim, R., '08. Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. Tübingen. 1908.
Wilder, G. B., '61. Contributions to the comparative myology of the Chimpanzee. Boston Journ. of Nat. Hist. VII. 1861. p. 352.
Wood, J., '67. Additional varieties in human myology. Proceed. of the Roy. Soc. of London. XV. 1867.
—— '68. Ibid. XVI. 1868.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 1
M. triceps surae in der Wirbeltierreihe 7
M. triceps surae in der Primatenreihe: 19
I. Ausbildung der Wade und ihre Profilierung 19
II. Medialer Gastrocnemius 24
1. Ursprung 24
2. Sesambein 46
3. Muskelbauch 52
a) Struktur: Ursprungs- und Insertionssehne, Sehnendeckung, Muskelbündellänge, event. oberfl. access. Muskelbündel 52
b) Mächtigkeitsentwicklung: Länge der Muskelbündel, Muskelbreite und -dicke 55
4. Übergang des medialen Gastrocnemius in die Endsehne 58
III. Lateraler Gastrocnemius 61
1. Ursprung 61
2. Sesambein 70
3. Muskelbauch 78
a) Struktur 79
b) Mächtigkeitsentwicklung 80
4. Übergang in die Endsehne 82
IV. Der mediale Gastrocnemius in seinen Beziehungen zum lateralen Kopfe 86
1. Ursprungsbeziehungen. Sesambein. Struktur. Mächtigkeitsausbildung 86
2. Die Verwachsung der beiden Gastrocnemii. Höhe und Art der Verwachsung 87
3. Die Endsehne der beiden Gastrocnemii 91
V. Der laterale Gastrocnemius in seinen Beziehungen zum Plantaris . . 95
VI. Der Soleus 106
1. Ursprung 106
2. Muskelbauch 121
a) Struktur: Ursprungs- und Insertionssehne, Bündelverlauf, Zwischensehnen 121
b) Mächtigkeitsausbildung: Breite und Dicke des Muskels, Muskelbündellänge 129
3. Mächtigkeitsentwicklung der beiden Gastrocnemii unter sich und zum Soleus: Breite, Dicke, Bündellänge, Gewicht 131
4. Insertion des Soleus, Beziehungen zu den Gastrocnemii 137
5. Insertion des Triceps surae 143
VII. Innervation des Triceps surae 145
VIII. Funktion des Triceps surae: 146
1. Feststellung des Begriffes: Beuger oder Strecker 146
2. Funktion der einzelnen Glieder des Triceps surae 147

Seite

3. Hebelarme und Muskelleistung bei den verschiedenen Bewegungsarten 153
IX. Ausbildung des Tuber calcanei. Breite und Höhe desselben 161
X. Varietäten des Triceps surae 163
1. des Gastrocnemius } und ihre Deutung . . . . . { 163
2. des Soleus } { 170
XI. Anthropologische Ergebnisse. 1. Rassendifferenzen. 2. Sexuelle Differenzen. 3. Unterschiede zwischen rechts und links 173
XII. Schlußzusammenfassung 178
Literatur 185
Inhalt 190

(*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.*)

Beiträge zur Morphologie der viviparen Cyprinodontiden.

Von

W. Fr. Langer.

Mit 150 Figuren im Text.

Einleitung.

Da Erich Philippi durch einen tödlichen Unfall daran verhindert wurde, noch andere Cyprinodontiden als *Glaridichthys januarius* und »*Glaridichthys*« *decem-maculatus* in den Kreis seiner Untersuchungen[1] zu ziehen, veranlaßte mich Herr Geh.-Rat Chun, die unterbrochene Arbeit Philippis im Zoologischen Institut der Universität Leipzig fortzusetzen.

In vorliegender Abhandlung habe ich versucht, dieser Aufgabe gerecht zu werden. Dabei erfreute ich mich der liebenswürdigen Unterstützung der Herren Geh.-Rat Prof. Dr. Chun, Prof. Dr. Woltereck, Dr. Steche und Dr. Hempelmann. Eine wesentliche Erleichterung brachte mir die Erlaubnis des Herrn Prof. Dr. Spalteholz, seine Methode »Das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten [Leipzig, Verl. Hirzel 1911]« schon vor ihrer Veröffentlichung zu benutzen. Ihnen allen sage ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank.

Mit Material wurde ich in dankenswerter Weise versehen von Frau Bertha Kuhnt, Conradshöhe bei Tegel-Berlin, den Herren Berthold Krüger, Leipzig, Redakteur Marré, Leipzig, Zierfischhändler Sander, Leipzig, und Dr. Wolterstorff, Magdeburg.

[1] Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleostier *Glaridichthys januarius* und *Glaridichthys decem-maculatus* in ihrem Einflusse auf Lebensweise, macro- und microscopische Anatomie (Zool. Jahrbuch, Abteilung für Morphologie. 27 1908).

I. Begattungsorgane.

a) Das Spermatopodium.

Hand in Hand mit der Erwerbung der Viviparität hat sich in der Familie der Cyprinodontiden, die bekanntlich ovi- und vivipare Formen enthält, eine Umbildung der Afterflosse des Männchens zu einem Begattungsorgane vollzogen.

Bei den Genera[1] *Zoogoneticus*, *Characodon*, *Goodea* ist eine wenig auffällige Modifikation der ersten fünf bis sechs Analstrahlen eingetreten. Die Strahlen sind kürzer, schwächer und starrer als die übrigen und von ihnen durch eine Naht getrennt (s. Meek. 1904. Field Col. Mus. Publ. 93, No. 3023), so daß die Umbildung der Afterflosse in einer Verkürzung der Flossenstrahlen besteht. Zum Unterschiede von dem durch Verlängerung modifizierten Anale der übrigen viviparen Zahnkarpfen schlagen wir für diese umgebildete Afterflosse den Namen »Spermatopodium« vor.

b) Das Gonopodium.

Eine weitere Entwicklung zeigen die ersten fünf, bezw. der dritte bis fünfte Strahl bei den viviparen Genera *Akropoecilia*, *Belonesox*, *Cnesterodon*, *Gambusia*, *Giardinus*, *Glaridichthys*, *Lebistes*, *Paragambusia*, *Petalosoma*, *Poecilia*, *Phalloptychus*, *Platypoecilus*, *Pseudoxiphophorus*, *Toxus*. Ihre Afterflosse ist zu einem Copulationsorgane, das Philippi (1908) Gonopodium genannt hat, umgebildet.

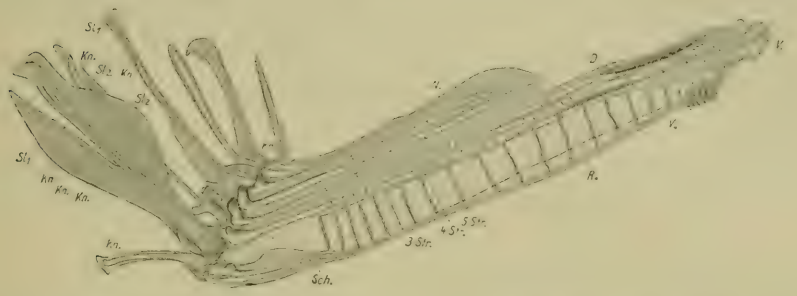
Im Gegensatz zu den eigebärenden (*Haplochilus*) und viviparen Arten mit Spermatopodium, die vielfach mehr als 12 Strahlen in der Afterflosse aufweisen (*Zoogoneticus* 18, *Characodon* 19, *Girardinichthys innominatus* 25 ♂ (♀ 22), zählt man bei der eben angeführten Gruppe nur 6—9, jedenfalls weniger als 12 Außenradien, von denen die ersten zwei[2] Strahlen ungespalten und auffällig kurz sind. Der nächste, der sich schon beim Weibchen besonders gekräftigt hat, übertrifft alle anderen an Stärke, hat mit den zwei folgenden Strahlen eine in die Augen springende Verlängerung erfahren und die Bildung des Gonopodiums im engeren Sinne übernommen (Fig. 1 usw.). Der übrige Flossenteil weist den normalen Bau von gegliederten, dichotomisch verzweigten Strahlen auf, die

[1] Nähere Untersuchungen über diese Formen werden wir in einer späteren Arbeit veröffentlichen.

[2] Es wird stets caudalwärts gezählt.

völlig die Form der weiblichen Flosse gewahrt haben, und die ich in ihrer Gesamtheit mit »Normalflosse« bezeichnen will. Ihre Kom-

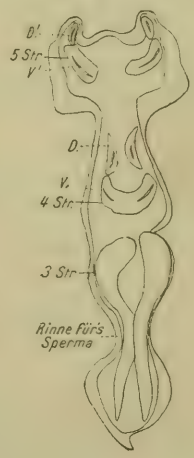
Fig. 1.



Gonopodium mit ansitzenden Flossenträgern von *Xiphophorus strigatus* (Regan). *D.* dorsaler, *V.* ventraler Ast des 4. Afterflossenstrahles; *Kn.* Knorpelstab des Trägers; *N.* Normalflosse; *R.* Rinne fürs Sperma; *Sch.* Schaftglied; Sl_1 knöcherne Verbreiterung des Flossenträgers in der Längsachse des Tieres; Sl_2 seitliche Verbreiterung des Flossenträgers.

ponenten sind nur insofern modifiziert, als sie caudalwärts an Größe schneller als beim Weibchen abnehmen, so daß oft der letzte Strahl rudimentär erscheint, wenn er nicht ganz verschwunden ist. Beim Weibchen fehlen meist rudimentäre Strahlen. Diese Ausbildung beruht auf der Funktionslosigkeit oder wenigstens der verminderten Bedeutung der letzten Strahlen, da bei der Befruchtung die Strahlen, drei bis fünf, allein die Aufgabe des eigentlichen Copulationsorgans erfüllen. Nur *Belonesox belizanus* und *Petalosoma cultratum* weichen von dieser Norm ab. Bei diesen Arten nehmen die Strahlen vom fünften wieder von neuem an Länge zu, und bei dem zuerst genannten Fisch trennt noch eine Einkerbung den 9. bis 11. Strahl von den übrigen (Fig. 7, 19). An dem eigentlichen Gonopodium zeigt der dritte Strahl bei *Glaridichthys januarius* (Philippi) im Querschnitt die in Figur 2 dargestellte, scherenartige Form. Bei den anderen untersuchten Arten dagegen haben sich seine Außenränder (*R.*) nach dem vierten Strahle zu auf- und zugleich umgebogen und bilden so jederseits eine Rinne am Gonopodium. Auch am fünften Strahle, der sich bei allen Formen senkrecht zur Flossenebene gestellt hat,

Fig. 2.



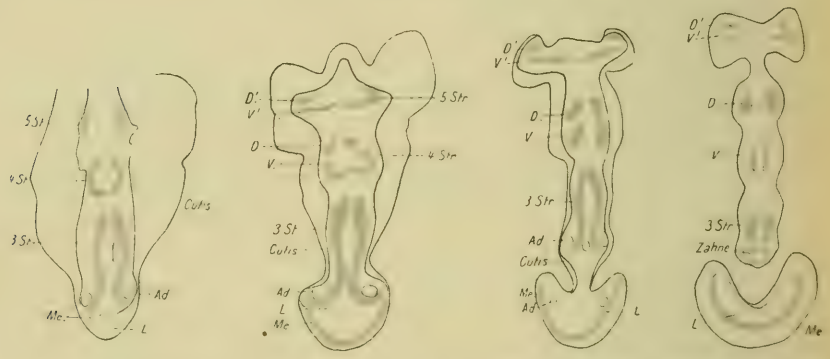
Querschnitt durch das Gonopodium von *Glaridichthys januarius*. *D.* dorsaler Ast des 4. Strahles; *V.'* ventraler Ast des 5. Strahles.

haben sich die Ränder umgebogen und vielfach vom Strahle abgegliedert, so daß der Flossenstrahl in vier (zwei rechte und zwei linke) Äste ausstrahlt (Fig. 3—6). Durch die Lagerung der Außenradien erhält das Gonopodium vielfach eine Keilform, die sich bei *Pseudoxiphophorus* am schärfsten ausgeprägt zeigt.

Dies ist der allgemein gültige, äußerlich sichtbare Bauplan des Gonopodiums, dessen spezielle Ausbildung bei den einzelnen Arten nunmehr zu beschreiben ist.

Die Systematik der Cyprinodontiden gründete sich bisher in der Hauptsache auf die Form der Zähne, die jedoch infolge deren Klein-

Fig. 3—6.



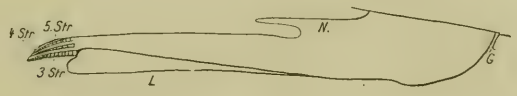
Serie von Querschnitten durch das Gonopodium von *Poecilia reticulata*. *Ad* Ader; *D.* (*D.'*) dorsaler Ast des 4. (5.) Strahles; *L.* Löffel, *Me* Membran; *Str.* Flossenstrahl; *V.* (*V.'*) ventraler Ast des 4. (5.) Strahles.

heit und Lage ein äußerst unbrauchbares Erkennungsmerkmal abgibt. Zu einem weiteren Kriterium hat man das Gonopodium erhoben, dessen Bedeutung bei der Bestimmung der Männchen aber noch nicht voll gewürdigt worden ist, obwohl es ein äußerst konstantes, leicht erkennbares Merkmal bietet. Daher halte ich Regans Versuch (1907), die viviparen Cyprinodontiden in Arten mit Spermatopodium und Gonopodium einzuteilen, für berechtigt. Jedoch sind nach meinem Dafürhalten von seiner letzten Gruppe *Jenynsia* und *Anableps* abzutrennen[1], da ihr Copulationsorgan durchaus von dem der übrigen Cyprinodontiden abweicht. Eine sorgfältig durchgeführte Einteilung innerhalb dieser Gruppen auf Grund der Gonopodienform [einziger Versuch von Eigenmann 1907] ist bisher noch nicht vorgenommen worden.

[1] Damit steht im Einklange, daß Regan 1911 auf Grund anderer Kriterien die viviparen Zahnkarpfen in Jenynsiinae, Anablepinae und Poeciliinae einteilt.

Zunächst fällt an einer Anzahl von Gonopodien auf, daß sich die Flossenhaut an den umgeschlagenen Rändern des dritten Strahles verdickt hat, um dann als deren Fortsetzung eine löffelartige Haut (in den Figuren mit L gekennzeichnet) zu bilden, die von den Autoren mit »prepuce« bezeichnet wird (Fig. 3—6). Hier sind *Petalosoma*, *Poecilia*, »*Akanthophacelus*« und »*Mollienisia*« zu nennen.

Fig. 7.

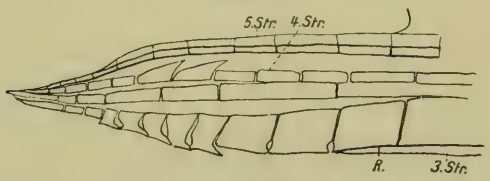


Gonopodium von *Petalosoma cultratum* (Regan). *G* Geschlechtsöffnung; *D.* dorsaler Ast des 4. Strahles; *L* Löffel; *N.* Normalflosse; *R.* Rinne fürs Sperma; *Str.* Strahl.

Das Copulationsorgan bei *Petalosoma cultratam* (Fig. 7) weist die einfachste Struktur auf. Von den zehn Strahlen sind der dritte bis fünfte mehr als doppelt so lang als die folgenden und am Ende ein wenig ventralwärts gebogen.

Dem Gonopodium von *Poecilia* kommen drei wichtige Unterschiede gegenüber dem von *Petalosoma* zu. Es ist kaum doppelt so lang

Fig. 8.



Gonopodium von *Poecilia amazonica* (Garm.). Löffel ist weggelassen worden. *R.* Rinne fürs Sperma; *Str.* Flossenstrahl.

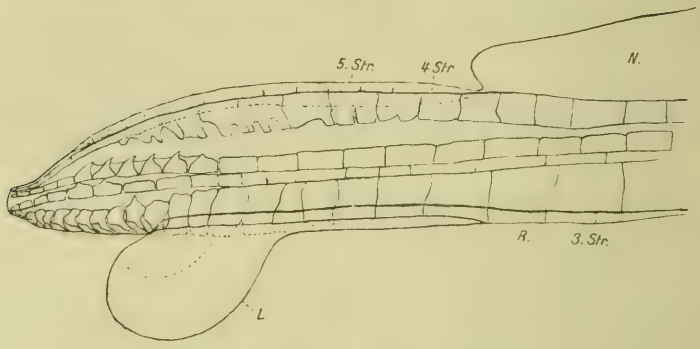
als die Normalflosse. Der vierte Ast gabelt sich, und kurz vor dem Ende weisen die drei Strahlen Zahnbildungen auf.

An der neunstrahligen Afterflosse von *Poecilia amazonica* (Fig. 8), deren mächtig entwickelter Löffel auf der Zeichnung weggelassen ist, haben sich die Endglieder des dritten und vierten Strahles verlängert und das vierte bis achte Glied am dritten Strahle — dabei ist stets von der Spitze des Gonopodiums aus gerechnet — in fünf breite Zähne umgebildet. Der dorsale Ast des vierten Strahles, der kurz mit *D* bezeichnet sei, weist auf seinem sechsten bis siebenten Gliede zwei scharf ausgeprägte Zähne auf. Natürlich sind, wenn nicht ausdrücklich angegeben ist, alle diese Vorsprünge paarig, da

sich jeder Flossenstrahl aus einem rechten und linken zusammensetzt.

Bei *Poecilia vivipara* (Bloch und Schneider) (Fig. 9) ist der Löffel kürzer und gedrungener. Der umgeschlagene Rand des

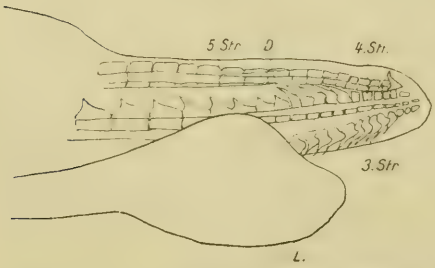
Fig. 9.



Gonopodium von *Poecilia vivipara* (Bl. u. Schn.). *L.* Löffel; *N.* Normalflosse; *R.* Rinne fürs Sperma; *Str.* Flossenstrahl.

dritten Strahles setzt sich vom zweiten zum zehnten Gliede in neun Zähnen fort, von denen das zehnte auch nach der Innenseite einen Vorsprung entsendet. Der dorsale Ast des vierten Strahles trägt auf dem sechsten bis elften Segment fünf gleich große und einen kleineren sechsten Zahn, welche durch eine Haut verbunden sind. Der ventrale Zweig des vierten Strahles — er sei mit *V* bezeichnet — besitzt im fünften bis sechsten Gliede zwei zahnähnliche Vorsprünge. Beim fünften Strahle laufen an der Innenseite das siebente bis vierzehnte Segment in mehr oder weniger große Zacken aus. Die Anzahl der Außenradien betrug beim Männchen 9, beim Weibchen 8.

Fig. 10.



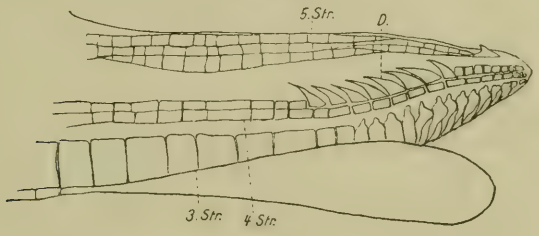
Gonopodium von *Poecilia caucana* (Garm.). *D.* dorsaler Ast des 4. (*Str.*) Strahles; *L.* Löffel.

Poecilia caucana (Garman) (Fig. 10) schließt sich in der Gestalt der Zähne *Poecilia vivipara* an. Das Gonopodium ist nur $1\,^3/_4$ mal so lang als die Normalflosse. Auf dem siebenten bis achtzehnten Segment weist D zwölf Zähne auf, von denen die ersten sechs eine

dichtgedrängte Gruppe für sich bilden. Der fünfte Strahl endet in einem kleinen Haken und erreicht nicht mehr die Länge des vierten und dritten, dessen Löffel herzförmig ist.

An diese Species reiht sich *Poecilia sphenops* (Valenciennes, in

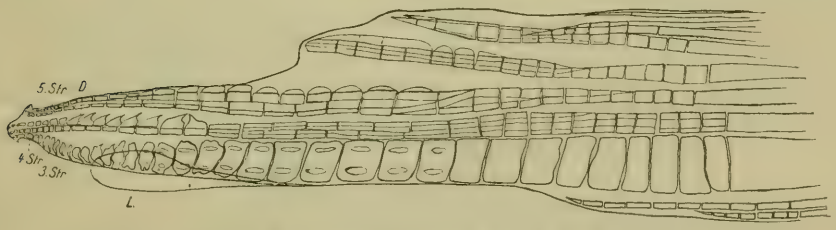
Fig. 11.



Gonopodium von *Poecilia sphenops* (Cuv. u. Val.). *D.* dorsaler Ast des 4. (*Str.*) Strahles; *N.* Normalflosse; *R.* Rinne fürs Sperma.

Liebhaberkreisen als *mexicana* bezeichnet), (Fig. 11) an, bei der acht schlanke, gleich große Zähne dem neunten bis sechzehnten Gliede von *D* aufsitzen. Die Zähne des dritten Strahles erscheinen bedeutend schlanker und größer, zumal sie auch nach innen verlängert sind. Die Länge des Gonopodiums, dessen Löffel dem von *Poecilia amazonica* ähnelt, beträgt das Doppelte der Normalflosse.

Fig. 12.



Gonopodium von *Poecilia latipinna*. *D.* dorsaler Ast des 4. (*Str.*) Strahles; *L.* Löffel.

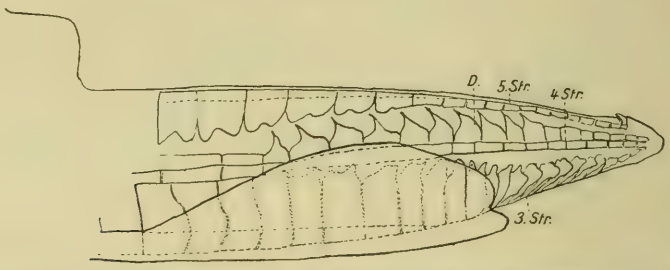
Von der Afterflosse dieser letzten Form unterscheidet sich das Gonopodium von *Mollienisia* (Lesueur) so wenig, daß eine Trennung der beiden Gattungen nicht mehr aufrecht erhalten werden kann, eine Feststellung, die mit dem Bau der Wirbelsäule im Einklang steht.

Bei *Poecilia latipinna* (Fig. 12) schließt dorsal der fünfte Strahl mit einem unpaaren Haken ab, und ventral zeigt sich an der Spitze eine Einbuchtung. Das Copulationsorgan im engeren Sinne, das $1^1/_2$ mal so lang als die Normalflosse ist und wie das Anale des

Weibchens aus 10 Strahlen besteht, hat am 11. bis 18. Segment von *D* acht Zähne ausgebildet und trägt ebenfalls deren acht am 6. bis 13. Segment des dritten Strahles, dessen 13. bis 16. Glied nach der Innenseite zu eine Zahnform annimmt.

Poecilia formosa (Fig. 13) weist einen viel breiteren Löffel auf. An D sind 10 Zähne vom 8. bis 17. Glied vorhanden, und der fünfte

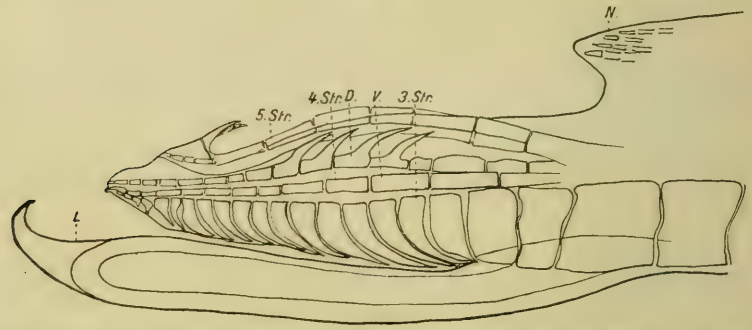
Fig. 13.



Gonopodium von *Poecilia formosa*. *D.* dorsaler Ast des 4. (*Str.*) Strahles; *L.* Löffel.

Strahl ist ähnlich dem von *Poecilia vivipara* gezackt. Die ventrale Einbuchtung am distalen Ende fehlt noch, und so vermittelt *Poecilia formosa* zwischen *latipinna* und *caucana*. Zu der Frage, ob *latipinna* mit *formosa* identisch sei, möchte ich keine entscheidende Stellung nehmen, da mir nur ein einziges Exemplar zur Verfügung gestellt wurde.

Fig. 14.



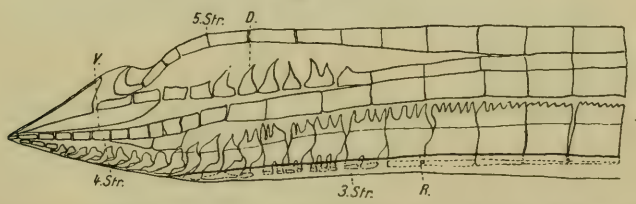
Gonopodium von *Poecilia reticulata*. *D.* dorsaler Ast des 4. (*Str.*) Strahles; *L.* Löffel; *N.* Normalflosse; *V.* ventraler Ast des 4. Strahles.

Die weitgehendste Modifikation in dieser Gruppe ist von *Akanthophacelus reticulatus* (Eigenmann) (Fig. 14) erreicht worden. Man hat sich gestritten, ob unter dem Namen dieses Fischchens drei selbständige Arten *Girardinus Guppyi*, *Poecilia poeciloïdes* und *Poecilia reticulata* Peters zu verstehen seien. Ein Blick auf das

Gonopodium lehrt, daß man es auf keinen Fall mit zwei Gattungen zu tun hat. Ein *Girardinus* ist es nicht, wohl aber eine *Poecilia*, deren fünfter Strahl mit einem besonders entwickelten paarigen Haken abschließt. Ihr »Löffel« ist bedeutend länger, und die Zähne sind kräftiger als bei jeder bisher betrachteten Art. Es bestehen demnach Abweichungen von den anderen Poeciliae im Bau des Gonopodiums, aber doch nur derart geringfügiger Natur, daß eine Aufstellung eines besonderen Genus »*Akanthophacelus*« von EIGENMANN ungerechtfertigt erscheint. Bei allen Tieren, die ich getötet habe, zeigte der Löffel die normale Gestalt, während an einigen Exemplaren, die durch Kälte eingegangen waren, der Löffel in ein einschlagbares, hakenförmiges Ende auslief. Das Gonopodium besteht aus zehn Strahlen und ist um die Hälfte der Normalflosse verlängert. Ob man nicht doch in der eingeführten *Poecilia reticulata* mehr als eine Art zu erblicken hat, muß unentschieden gelassen werden, da stets eine Kreuzung zwischen den Fischen, die mir unter irgendeinem der drei Namen übergeben worden sind, von Erfolg begleitet war, und daher eine Bastardierung der Individuen aus den verschiedenen Fundgebieten (Trinidad, Venezuela und Barbados) bei unserem Händlermaterial sicher anzunehmen ist. Andererseits habe ich Schwankungen in der Zahl und Form der Zähne gefunden, die über das normale Maß bei einer reinen Art hinausgingen. Am dritten Strahle habe ich 11 bis 17, an *D* drei bis sechs und an *V* gar keine oder zwei und vier bis fünf Zähne gezählt.

Gambusia, *Platypoecilus* und *Xiphophorus* sind Gattungen, deren Gonopodien zwar in der Länge den vorherbeschriebenen gleichen,

Fig. 15.



Gonopodium von *Gambusia Holbrookii*. *D* dorsaler Ast des 4. Strahles; *R.* Rinne fürs Sperma; *Str.* Flossenstrahl; *V.* ventraler Ast des 4. Strahles.

aber keinen Löffel mehr haben. An seine Stelle ist bei der ersten Art eine scharf ausgeprägte Spitze (Ähnlichkeit mit *Poecilia amazonica*) getreten. Bei den beiden letzten Genera dagegen hat sich am Ende des dritten Strahles ein unpaarer Haken gebildet, vor dem eine Ausbuchtung liegt.

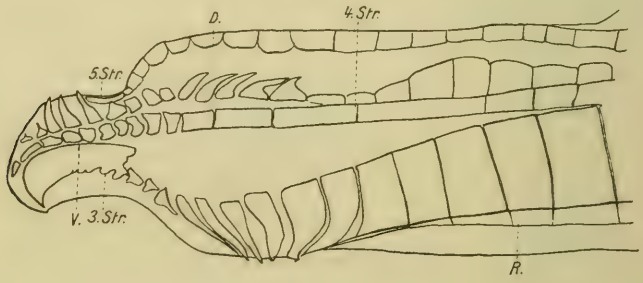
Gambusia Holbrookii (Bleeker), (Fig. 15) findet bei Garman folgende Erwähnung: »The second, third and fourth anal rays ferm elongate styliform process«, eine Angabe, die falsch ist, da dem dritten bis fünften von elf Strahlen diese Aufgabe zukommt. Figur 16 stellt das Größenverhältnis zwischen dem Gonopodium und der Normalflosse dar. Der dritte Strahl weist etwa vom 4. bis 21. Glied auf

Fig. 16.

Gonopodium und die Bauchflossen *Vl.* von *Gambusia Holbrookii*. *U.* Urogenitalpapille; *Vl.* Bauchflosse.

der Außenseite und nach innen vom 13. bis 26. Zackenbildung auf. An *D* sitzen vier bis sieben Zähne. Dieser Dorsalast des vierten Strahles endet in ein *A*-förmiges Knochenstück, an das sich zwischen ihm und *V* eine weitere Knochenplatte einschiebt, die aus mehreren Stücken entstanden ist. Noch zwei ähnliche Knochen lehnen sich an das 6. bis 9. oder 4. bis 8. Segment von *V* an. Der fünfte Strahl endet in einen Doppelhaken vor der Spitze des Gonopodiums.

Fig. 17.

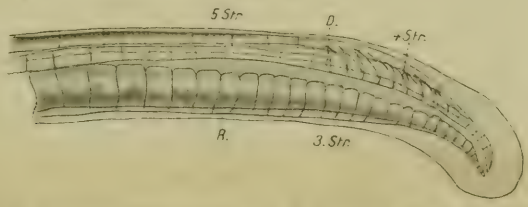


Gonopodium von *Platypoecilus maculatus* (Gthr.). *D.* dorsaler Ast des 4. Strahles; *R.* Rinne fürs Sperma; *V.* ventr. Ast des 4. (*Str.*) Flossenstrahles.

Platypoecilus und *Xiphophorus* schließen sich in der Bildung von Knochenplatten an *Gambusia*, im übrigen *Poecilia latipinna* eng an, so daß man auf eine nahe Verwandtschaft der drei Formen schließen kann. Ihr Gonopodium von 10 Strahlen (Fig. 1) ist nur um die Hälfte der Normalflosse verlängert. Bei beiden läuft der

dritte Strahl, dessen stark entwickelte Zähne einen flachgewölbten Vorsprung bilden, in einen kräftigen Haken aus. *D* zeigt eine Verbreiterung ungefähr des 17. bis 20. (*Platypoecilus maculatus*) (Fig. 17), oder des 21. bis 24. Segments (*Xiphophorus Helleri*, Fig. 1). Dazu kommen zwei getrennte Zahnreihen. Ferner legt sich *V*, das keine Zähne aufweist, um den Endhaken des dritten Strahles. Zwei Einbuchtungen vor dem Ende, eine dorsale und eine ventrale, sind beiden gemeinsam. *Xiphophorus strigatus* (Regan), dessen unpaarer Endhaken durch Verschmelzung mehrerer Knochenplatten, wie sie *Gambusia Holbrookii* (Bleeker) aufweist, seine auffällige Stärke erreicht, weist 7 bis 9 Zähne am dritten Strahle auf, und *V* erstreckt sich weiter über den Endhaken als bei *Platypoecilus maculatus* (Günther). *D* trägt vom 10. bis 18. Glied neun Zähne, bisweilen sieben und acht, und vom 2. bis 4. wieder drei, die bei *Platypoecilus maculatus* kräftiger am 1. bis 5. oder 2. bis 5. Segment ausgebildet sind. Bei ihm entwickeln das 10. bis 14. Glied von *D* sechs plumpere Widerhaken, deren Zahl aber auch bis neun gesteigert sein kann. Der Hauptunterschied zwischen beiden Arten besteht darin, daß es bei *Xiphophorus Helleri* zu einer Hakenbildung seitens des fünften Strahles gekommen ist, die bei *Platypoecilus maculatus* erst angedeutet wird. Auch *Xiphophorus* und *Platypoecilus* wären nach der Struktur des Gonopodiums und der Wirbelsäule als ein Genus zu betrachten.

Fig. 18.



Gonopodium von *Cnesterodon? denticulatus*. *D.* dorsaler Ast des 4. Strahles; *R.* Rinne fürs Sperma; *Str.* Flossenstrahl.

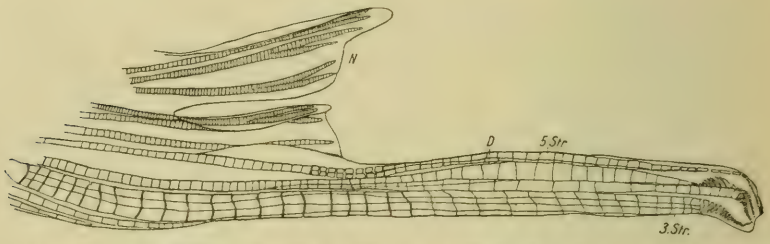
Alle folgenden Gonopodien sind mehr als doppelt so lang als die Normalflosse (Fig. 19, 25).

Zum Ersatz für den Löffel und den Haken am Ende hat sich bei jenen Formen, welche sich am ehesten den Gambusiae und *Poecilia amazonica* anschließen, die Spitze umgebogen. »*Girardinus*« *denticulatus* (Garman), (Fig. 18) zeigt den einfachsten Bau in seinem Copulationsorgane, das die Normalflosse um mehr als das Dreifache

an Länge übertrifft. Bei ihm ist der vierte Strahl zwar gegabelt, aber seine Äste divergieren nicht. *D* trägt 8 (7) Zähne, ungefähr auf dem 9. bis 16. Gliede. Das Ende des Gonopodiums war an den untersuchten Exemplaren ein wenig links und ventralwärts gebogen und in einer dicken Flossenhaut eingehüllt. Die Zahl der Strahlen betrug in beiden Geschlechtern zehn. Nach Garman befinden sich bei *Girardinus* »hooks or claspers at the end«. Da dies nicht bei *Girardinus denticulatus* zutrifft, so ist er vielleicht (!) in das Genus *Cnesterodon* einzureihen, von dem Meek (1907) schreibt: »Intromittant organ 'blade like' without hooks«.

Die zunächst stehende Gattung bildet *Belonesox belizanus*, (Kner), (Fig. 19) mit seinem Gonopodium, dessen Spitze ventral um-

Fig. 19.



Gonopodium von *Belonesox belizanus* (Kner). *D.* dorsaler Ast des 4. (*Str.*) Flossenstrahls; *N.* Normalflosse.

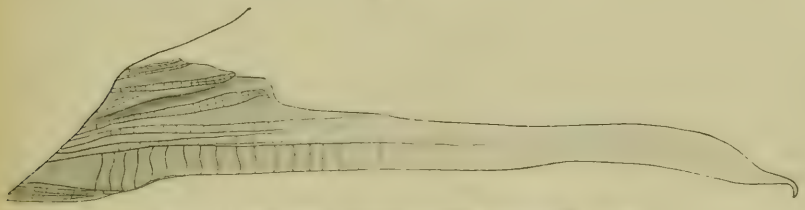
biegt. Die Länge des elfstrahligen Copulationsorgans — die Analis des Weibchens besteht auch aus 11 Außenradien — beträgt $2^1/_3$ der Normalflosse. Am dritten Strahle sind die Zähne noch nicht völlig ausgebildet. Nur *D* hat auf dem 16. bis 21. Segment Widerhaken. Der fünfte Strahl divergiert ebenfalls am Ende und läuft in ein Glied aus, das eine Hakenform andeutet. *D* ist wie bei *Xiphophorus strigatus* und *Platypoecilus maculatus* nach hinten zu einer Strecke verbreitert.

Ein weiter entwickeltes Stadium, das vielleicht mit dem von *Cnesterodon denticulatus* Beziehungen aufweist, läßt das Gonopodium von *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Fig. 20, 21) erkennen, das neben dem von *Cnesterodon denticulatus* das Extrem in der Länge darstellt. Es übertrifft die Normalflosse um mehr als das Dreifache und besteht hier aus elf Strahlen, während die Analis des Weibchens zehn besitzt. Die eingeschlagenen Ränder des dritten Strahles hören schon bei dem 13. Segment auf, werden aber noch einmal von einer Membran auf dem 2. bis 8. Gliede fortgesetzt. *V* endet in

einem kräftigen, langen, unpaaren Haken, der ventral liegt und die übrigen Strahlenspitzen weit hinter sich läßt, so daß das Gonopodium sehr schlank erscheint. Der fünfte Strahl geht an seinem Ende in *D* über, das vom 14. bis 27. Segment mit 13 Zähnen versehen ist, zwischen denen sich eine Haut ausspannt.

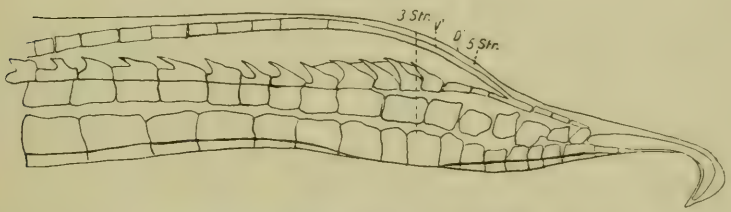
Eine weitere einheitlichere Gruppe bilden die Formen mit paarigen Fortsätzen am dritten Strahle, denen eine unpaare Verlängerung des vierten Strahles entspricht. Hierher gehören *Toxus*, *Girardinus* und *Glaridichthys*.

Fig. 20.



Gonopodium von *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Gthr.).

Fig. 21.



Gonopodium von *Pseudoxiphophorus bimaculatus*. *D* (V') dorsaler (ventraler) As des 5. (*Str.*) Flossenstrahles.

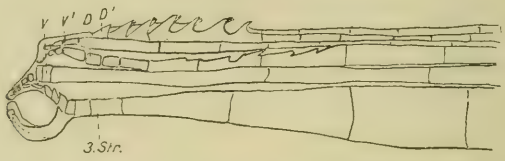
Von *Toxus* liegen keine näheren Angaben vor.

Bei *Girardinus* (Fig. 22, 23) beteiligen sich an der Bildung des unpaaren Processus der vierte und der dritte Strahl. *D* und der fünfte Strahl sind mit scharfen Zähnen versehen, und letzterer ist deutlich in zwei Äste *D'* und *V''* gespalten. Es liegen nur zwei Zeichnungen von Eigenmann vor (1907). Danach ist es nicht festzustellen, inwieweit die Ränder des dritten Strahles umgeschlagen sind, und ob die paarigen Klammern von Knochen gestützt werden.

Girardinus metallicus (Poey) (Fig. 22) trägt an dem 11. bis 13. Segment von *D* winzige Zähne und an *D'* vom 4. bis 10. Glied Widerhaken, zwischen denen sich eine Membran ausspannt. Die zweite Abbildung (Fig. 23) stellt »*Glaridichthys*« *uninotatus* vor.

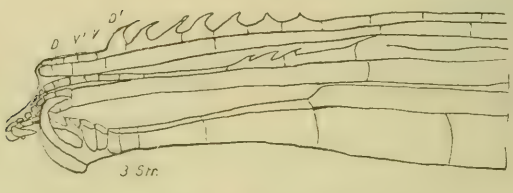
Sein Gonopodium gleicht mit geringen Abweichungen dem von *Girardinus*, so daß wir hier nicht einen *Glaridichthys*, sondern *Girardinus* vor uns haben. Das Copulationsorgan ist etwas ge-

Fig. 22.



Gonopodium von *Girardinus metallicus* (Poey) nach Eigenmann (1907). *D* (*V*) [*D'* (*V'*)] dorsaler (ventraler) Ast des 4. (5.) Strahles.

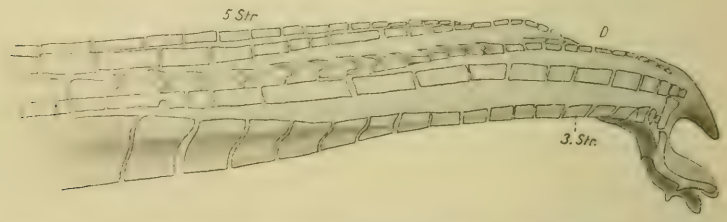
Fig. 23.



Gonopodium von *Girardinus uninotatus* nach Eigenmann (1907). *D* (*V*) [*D'* (*V'*)] dorsaler (ventraler) Ast des 4. [5.] Strahles.

drungener, der unpaare Processus größer und mit einem kleinen Haken am dritten Strahle versehen. Am 5. bis 11. Segment befinden sich ebenso sieben Widerhaken und drei am 11. bis 12. Glied von *D*.

Fig. 24.



Gonopodium von *Glaridichthys januarius* (Phil.). *D.* dorsaler Ast des 4. (*Str.*) Strahles.

Bei *Glaridichthys* (Fig. 24) verliert sich nur *V* in den unpaaren Fortsatz, und der fünfte Strahl, der an seinem Ende umbiegt, erreicht nicht mehr die Spitze. Die paarigen Fortsätze, die dem Löffel der Poeciliae homolog sind, rücken gegenüber denen von *Girardinus* noch mehr dem Ende zu.

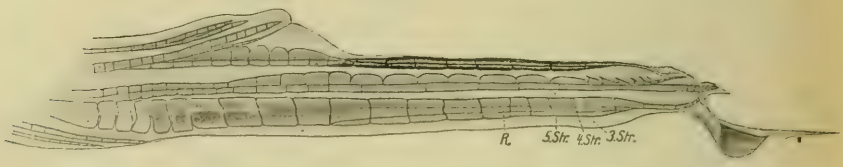
Von dieser Gattung stand für eine Untersuchung *Glaridichthys januarius* (Hensel) zur Verfügung, dessen Gonopodium aus acht

bis neun Strahlen besteht, von denen der neunte infolge seiner Kleinheit kaum sichtbar ist, ein typisches Beispiel für die Reduction der letzten Strahlen. Von dieser Art gab v. Ihering (1883) eine ausgezeichnete Beschreibung. Eigenmann, nach dem der vierte Strahl die paarigen Fortsätze bildet, bringt ebenfalls eine Zeichnung, gliedert die Art auf Grund dieser Meinung von *Glaridichthys* ab und nennt sie *Phalloceros januarius*. Dieser Genusname ist zu streichen. Der Fisch gehört der Gattung *Glaridichthys* an, da die paarigen Klammern als Fortsätze des dritten Strahles anzusehen sind, und ihre geweihartigen Knochen und hufeisenförmigen Basalknochen unabhängig von den Einzelstrahlen entstehen. Von Iherings Angabe, sie seien von knorpeliger Beschaffenheit, trifft nicht zu. Garman und mit ihm Philippi hielten *Girardinus caudomaculatus* (Hensel) für identisch mit *Glaridichthys januarius*, was indessen nach Eigenmanns Angabe und Zeichnung des Copulationsorgans nicht der Fall ist. Anderseits muß der unter den Namen *Poecilia reticulata* und *Girardinus reticulatus* in den Liebhaberkreisen bekannte Fisch nur als eine Farbenvarietät von *Glaridichthys januarius* angesprochen werden, da sein Gonopodium völlig dem seiner Stammform gleicht. Dazu kommt, daß der Fisch bei der Geburt den typischen »Januariusfleck« aufweist, während die schwarze Tüpfelung erst später eintritt. Das Gonopodium, das die Normalflosse um das Dreifache an Länge übertrifft, wurde auch von Philippi gezeichnet und sorgfältig beschrieben, ebenso wie das der folgenden Gattung, aber er beging dabei ebenfalls den Fehler, von Knorpelstücken in der Flosse zu sprechen, während doch in der Teleostierflosse stets die Verknöcherungen ohne eine Knorpelbildung vor sich geht, was sich auch bei den Cyprinodontiden bestätigt. — An *D* sind 9 bis 13 Zähne entwickelt, die nach der Basis zu sich vergrößern. Werden zwar die paarigen Fortsätze von geweihähnlichen Knochen gestützt, so ist dagegen in dem unpaaren Fortsatz keine Knochenbildung zu erkennen.

»*Glaridichthys*« *decem-maculatus* (Philippi), (Fig. 25, 26) hat die paarigen Auswüchse durch einen unpaaren ersetzt, dem *V* allein Halt verleiht. Der fünfte Strahl endet in einem kleinen Haken, und an *D* sind drei bis sechs kleine, gleichgroße Zähnchen vorhanden. Nach diesen Abweichungen muß die Art einer anderen Gattung, *Gulapinnus* gen. nov., zugewiesen werden. Eine äußerst komplizierte Gestalt besitzt der erstgenannte Fortsatz. Er ist bedeutend verlängert und nur von einem Knochen gestützt, der an dem

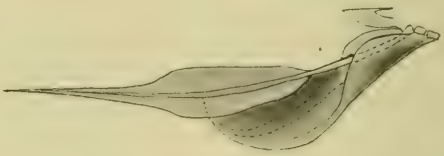
dritten Strahle ansetzt. Es ist also keine Aufteilung in zwei fingerförmige Processus durchgeführt worden. Die eigentümliche Gestaltung (s. Fig. 25, 26) der Verlängerung ist auch PHILIPPI ent-

Fig. 25.



Gonopodium von *Gulapinnus decem-maculatus*. *R.* Rinne fürs Sperma; *Str.* Flossenstrahl.

Fig. 26.

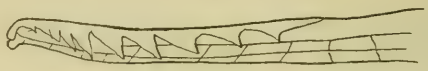


Gonopodiumende von *Gulapinnus decem-maculatus*. Seitlich von oben gesehen.

gangen. In der Länge und in der Strahlenzahl schließt sich das Gonopodium an das von *Glaridichthys* an.

Uber das Copulationsorgan von *Paragambusia*, *Glaridodon*, *Akropoecilia*, *Lebisthes* fehlt mir jede Angabe.

Fig. 27.



Gonopodium von *Phalloptychus januarius* nach EIGENMANN (1907).

Die Ausbildung der männlichen Afterflosse von *Phalloptychus januarius* (Fig. 27 und EIGENMANN 1907), der mit *Glaridichthys januarius* von GARMAN (1895) identifiziert wurde, führt insofern zu der Gestalt des Gonopodiums von *Jenynsia* und *Anableps* über, als die »anal rays are rolled up to form a tube«. Das Gonopodium erhält annähernd die Gestalt einer Röhre durch das Aufrichten und Umklappen des gesamten fünften Strahles, der im Zusammenhang damit einseitig ausgebildete Zähne trägt.

Das kurze »Gonopodium« von *Anableps* weicht dadurch von allen anderen ab, daß es von dem Integument des Körpers mit seinen Schuppen überzogen wird. Bloß die Enden der Normalflosse

bleiben unbedeckt, ebenso eine kolbenförmig angeschwollene Verlängerung des siebenten Strahles, die wie eine Zunge über das Ende des Gonopodiums herausragt (s. Garman 1895, T. 7, Fig. 10). Sie ist vielleicht der Teil des Copulationsorgans, der bei diesen Formen allein in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt wird. Leider stand mir nur ein Männchen zur Verfügung, das aber infolge seines Alters (1832 gefangen) nur für die Morphologie der Hartgebilde eine befriedigende Auskunft geben konnte. Das Copulationsorgan von *Anableps* zeigt entweder eine Biegung nach rechts oder links. Auf der konvexen Seite befindet sich eine Verdickung, ein »fleshy tubercle«, dem vielleicht eine sekretorische Funktion zukommt, analog den Drüsen am Mixipterygium. Dafür sprechen Sebas (1761) Angabe und Zeichnungen von »Massulae accumbentes, quasi bullulae materie lutea repleta«, die am proximalen Ende liegen sollen. Den Angaben früherer Autoren zufolge (s. Home 1828, Garman 1895, S. 73) besitzt *Anableps* in seiner Jugend eine normale Afterflosse, an deren Vorderrand und Seiten postembryonal das Integument entlang wächst. Zugleich mit dieser Umbildung verlängert sich auch das mit den Ureteren vereinigte Vas deferens bis an die Spitze des Copulationsorgans. Denselben Verlauf nimmt dieser Ausführgang bei *Jenynsia*, an dessen Gonopodiumspitze ebenfalls eine zungenförmige Verlängerung sich befindet. Es kommt also unter den Teleostiern bei diesen beiden Species allein zu einer »Penisbildung«. Vor den Trägern der Analis liegt bei *Anableps* die Harnblase, in die dorsal die paarigen Ureteren, ventral die Vasa deferentia einmünden. Die Harnblase ist durch eine Wand in eine eigentliche Harnblase und in eine Samenblase, Receptaculum seminis, geteilt. Erst bei dem Muskel, der den Austritt der Geschlechtsprodukte und des Harnes reguliert (s. Garman, T. 7, Fg. 12) kommt es zu einer Vereinigung der Ausführgänge zum Urogenitalgang, der nach Cuvier (Meckel 1818, S. 366) den ersten Strahl durchbohrt. Auf Schnitten durch die vordere Hälfte des Gonopodiums war noch folgendes zu erkennen. Die Umhüllung des Copulationsorgans besteht aus einer äußerst breiten Lage von Bindegewebe, das, wie schon bekannt, gezähnte Schuppen[1] trägt. Sie sind nur auf der konvexen Seite an

[1] Kner 1860: »*Anableps* hat am Vorderleib keine Schuppen mit Zähnchen. Ist dies ein Attribut des Männchens oder bloß ein Zeichen der Laichzeit und vielleicht ein Analogon der Knochenwarzen bei Cyprinoiden?« Gezähnte Schuppen kommen auch dem Weibchen zu. Die Schuppen von *Belonesox belizanus* sind ebenfalls schwach gezähnt.

der Spitze des ersten und über dem zweiten und dritten Strahle entwickelt, und distal verschwinden sie von dem Vorderrande und dehnen sich dafür auf den vierten bis fünften Strahl aus. Noch weiter am Ende werden die Schuppen nicht mehr entwickelt. Das Bindegewebe überzieht auch den vierten bis elften Strahl, sondert aber in dem proximalen Teile die ersten drei von den übrigen ab, indem es diese ringförmig umschließt. Distalwärts gesellt sich zunächst der dritte, dann der zweite Außenradius zu den übrigen außerhalb des Ringes befindlichen Strahlen, wobei die ersten drei Hauptstrahlen ihre Lage zueinander wechseln. Ob diese drei Radien den Hauptstrahlen der übrigen Cyprinodontiden entsprechen und die ersten zwei in der Entwicklung verloren gehen, bleibt noch ungewiß. Aber nicht nur die ersten drei, sondern sieben Strahlen sind verlängert. Diese legen sich distalwärts ringförmig dem Copulationsorgane im engeren Sinne an. Aus ihrem Verbande löst sich dem Ende zu der letzte Strahl, um in jene zungenartige Verlängerung auszulaufen. Zu der Einführung dieses Penis ist natürlich eine besondere Beweglichkeit nötig. Interessant war die Beobachtung Garmans, daß $^3/_5$ der Männchen den Penis nur nach der rechten Seite bewegen und so eine Copulation herbeiführen konnten. Die übrigen $^2/_5$ waren Linkser. Dieses Verhalten wird durch die Krümmung und den Bau des »Penis« bedingt.

Dadurch wurde Garman veranlaßt, auch beim Weibchen nach entsprechenden Einrichtungen zu suchen. Er fand die Genitalöffnung durch eine größere Schuppe, »foricular scale«, einseitig verdeckt, nach deren Lage sich die Weibchen ebenfalls in Rechtser und Linkser scheiden. Es stand die Anzahl der festgestellten Linkser zu den Rechtsern bei den Weibchen im umgedrehten Verhältnis zu der bei den Männchen, eine Tatsache, die ihre Erklärung findet, wenn man sich vergegenwärtigt, daß nur je ein rechtsseitiges Männchen mit einem linksseitigen Weibchen in Copulation zu treten vermag. Obwohl man erwarten müßte, daß dadurch von einem linksseitigen Weibchen nur rechtsseitige Männchen und weibliche Linkser abstammen könnten, hat sich eine derartige Vererbung nach Garman nicht gezeigt.

Die von mir beobachtete Copulation eines *Jenynsia lineata*-Männchens erfolgte stets nach rechts, wobei der »Penis« zur Längsachse des Körpers um 90° gedreht und dabei fast senkrecht emporgerichtet wurde, eine Bewegung, die ich bei keinem anderen Cyprinodontiden wieder sah. Ebenso war die Dauer der Copulation eine ziemlich lange.

Diesen beiden Gattungen, *Anableps* und *Jenynsia*, die mit einem eigentlichen »Penis« ausgerüstet sind, stehen alle anderen bekannten viviparen Poeciliden[1] gegenüber.

Bei einer mikroskopischen Betrachtung fällt die starke Entwicklung der Cutis an dem Gonopodium auf, die sich besonders im Bereiche des fünften Strahles ausgeprägt zeigt (Figuren 3—6). An der Vorderkante des dritten Strahles verdickt sich die Oberhaut ebenfalls und kann sich dann von ihm abgliedern, um an der Bildung eines Löffels Anteil zu nehmen. Bisweilen schiebt sie sich zwischen die Strahlen ein, so am Gonopodium von *Cnesterodon denticulatus* (auch *Anableps anableps*), an dem sie sich vielmehr als bei *Poecilia reticulata*, *Glaridichthys januarius* und *Belonesox belizanus* entwickelt hat. Sie besteht aus einem weitmaschigen Netz von Bindegewebe mit wenigen Zellkernen. Dagegen führt die Cutis (?) des Löffels besonders großkernige Zellen. Die Epidermis, deren Zellen in einer dicht zusammengedrängten, vielkernigen Schicht die Flosse überziehen, wird zunächst in ungefähr vier Zellschichten angelegt, aber während der Entwicklung mehr und mehr in den Hintergrund gedrängt. An die Cutis schließen sich nach innen starke elastische Fasern oder eine homogene Lamelle (*Me*) an, die nach der Knochenbildung auftreten und zur Stütze des Gonopodiums dienen. Die Lamelle ist im Löffel besonders kräftig, da ihr allein die Versteifung dieses Fortsatzes obliegt. Über den Blutkreislauf in der Analis schlage man die Beschreibung v. Jherings (1883, S. 480) nach. Das Innere der Flosse nimmt neben den Adern weiterhin das Mesenchym mit den von ihm abgeschiedenen Lepidotrichen ein, deren Entwicklung sich ganz analog den Befunden Brohls (1909) und anderer vollzieht. Zunächst treten als Hartsubstanzen ungleich große, mesenchymatische, von den Pterygoblasten (Ryder) abstammende Elastoïdinfäden auf. Hier zeigt sich insofern eine Abweichung, als diese nicht in einer ununterbrochenen Reihe, sondern nur in der Ausdehnung der späteren drei Strahlen sich hinziehen. Die Verteilung wird dadurch bedingt, daß die Analflosse lange Zeit die weibliche Form beibehält und erst postembryonal, gleich einem Folgemeristem, in das Wachstum eintritt, und sich dabei die Elastoidinfäden an die schon ausgebildeten Hartsubstanzen anschließen

[1] An die äußere Morphologie des Gonopodiums erinnernde Einrichtungen finden sich nur noch bei *Fundulus taeniopygus* (Garman). Hilgendorf (1888) gibt an, daß dieser Fisch durch Bedornung der Analflosse einen Sexualdimorphismus bekunde.

können. Die Elastoidinfäden werden später von dem vordringenden Mesenchym, das hier noch eine dichtere vielkernige Substanz darstellt, nach innen gedrängt. Sodann wird nach außen an der Grenze der Cutis vom Mesenchym Knochensubstanz abgeschieden. Bald umwandern diese die Mesenchymzellen und legen sich als Osteoblasten auch an die Außenseite. Der dritte Strahl wird einheitlich angelegt, der vierte und fünfte gleich in zwei getrennten Ästen. Es gabelt sich also auch der letzte Außenradius stets in *D'* und *V'*, was makroskopisch nicht immer zu erkennen war. Die Elastoïdinfäden werden in die Mitte gedrängt, nie aber von den sich bildenden Lepidotrichen eingeschlossen. *V* stellt sich allein senkrecht zur Flossenebene. D' setzt sich im spitzen Winkel, der nach der Medianebene zu offen ist, an. Diese Lageänderung des fünften Außenradius zeigt sich von da ab, wo das Gonopodium im engeren Sinne aus dem Verband mit der Normalflosse heraustritt. Bei *Cnesterodon denticulatus* hatte sich der gesamte fünfte Strahl nach der einen Seite umgeklappt, wobei *D'* auf der anderen Seite in der Entwicklung zurückgeblieben war. Der dritte und vierte Strahl waren dieser Lagerung des fünften angepaßt worden und hatten mit ihm eine Rinne gebildet und so eine Einseitigkeit des Gonopodiums bewirkt. (Leider konnte ich aber diesen Befund, der sich nur auf ein »geschnittenes« Gonopodium bezieht, nicht wieder nachprüfen).

Die Funktion des Gonopodiums, die Liebesspiele und die sekundären äußeren Geschlechtscharaktere, die damit im Zusammenhang stehen.

Eine Verlängerung des Vas deferens auf das Gonopodium ließ sich nie nachweisen.

Damit erhebt sich die Frage: »Wie kann eine Übertragung des Spermas erfolgen?«

Nachdem verschiedene, oft recht phantastische Erklärungen gegeben worden waren, haben Garman und Philippi ganz richtig behauptet, es stelle das Gonopodium eine äußerst bewegliche Gleitschiene dar.

Unmittelbar vor der Afterflosse liegt die Geschlechtsöffnung, die den ersten bis zweiten Strahl des Anale klammerförmig umgreift.

Zugleich mit der Ejakulation des Spermas tritt eine seitliche, nach vorn gerichtete Bewegung ein und dabei wird der Zweck der Senkrechtstellung des fünften Strahles offenbar, indem an ihm das Wasser und das Sperma entlang geleitet wird. Bei der Vorwärts-

bewegung des Gonopodiums wird das Sperma vom fünften Außenradius reflektiert, von der Umbiegung des dritten Strahles mit seiner Flossenhaut wieder aufgehalten und in ihr und eventuell an dem Löffel entlang geleitet, der es bei der Copulation in die Urogenitalpapille des Weibchens abgibt. Diese ist ein wenig verlängert und kommt so der Übertragung des Spermas entgegen. Beim Eintritt des Samens in den Oviduct wirken jedenfalls auch chemische Reize mit, da das Sperma nach PHILIPPI in physiologischer Kochsalzlösung erst aktive Bewegung zeigte, als er ein Stück vom Ovar in die Flüssigkeit brachte.

Um eine Verteilung des Spermas ins freie Wasser zu verhüten, sind die Unebenheiten der Flosse, insbesondere die Zähne des vierten Strahles entwickelt, die also die abspülende Kraft der Strömung brechen.

Eine Erklärung, die die verschiedenen Zahngruppen schlechtweg als Klammerapparate bezeichnet, erscheint mir nach der Lage und Anzahl der Zähne verfehlt. Diese Deutung paßt nur für die Endapparate von *Glaridichthys*, *Girardinus*, *Toxus*, *Gulapinnus*, durch die tatsächlich ein Ansetzen an die weibliche Genitalpapille ermöglicht wird und bisweilen auch erfolgt. Auch *Pseudoxiphophorus* gehört mit seinem »Ankerhaken« unter diese Arten. Dieselbe Funktion versieht der Löffel bei *Poecilia* und *Petalosoma*. Eine Übertragung kann nicht nur durch einen anschmiegbaren Klammerapparat, sondern auch durch eine ventrale, womöglich noch laterale Umbiegung des Flossenendes, die das Ansetzen an die Papille des Weibchens erleichtert, ersetzt sein oder vervollkommnet werden. Hier sind *Pseudoxiphophorus*, *Petalosoma*, *Cnesterodon* und *Belonesox* zu nennen. *Xiphophorus* und *Platypoecilus* weisen für das Anschmiegen an die weibliche Urogenitalpapille vor der Endigung des umgeschlagenen Randes am dritten Strahle eine Zahngruppe und vor ihr einen unpaaren Haken auf, die die Funktion des Löffels ersetzen. Eine ähnliche Aufgabe kommt wahrscheinlich den Zähnen des dritten Strahles bei *Poecilia* und *Gambusia* (?) zu. Da bei allen Cyprinodontiden mit Gonopodium keine Einführung des modifizierten Anales stattfindet, eine Tatsache, die sich auch aus der eben geschilderten Morphologie des Copulationsorgans verstehen läßt, so dient also das Gonopodium nur als Gleitschiene und höchstens als Stützorgan für das Männchen bei der Begattung.

Ob das Gonopodium für eine Überleitung des Spermas unbedingt

nötig ist, suchte ich durch Abschneiden der modifizierten Afterflosse bei einem erwachsenen Männchen, das ich mit einem unbefruchteten Weibchen zusammenbrachte, festzustellen. Eine Geburt fand innerhalb der Beobachtungsdauer von zehn Wochen nicht statt, während der das Gonopodium, wie auch das Caudale völlig regeneriert worden waren.

Von Wichtigkeit bei der Übertragung des Spermas ist nicht nur die Gestalt des Gonopodiums, sondern auch seine erstaunliche Beweglichkeit. Philippi stellte analog der einseitigen Beweglichkeit bei *Anableps* und *Jenynsia* zwar eine solche vorwiegend nach rechts auch für *Glaridichthys januarius*[1] und nach links für *Gulapinnus decem-maculatus* fest, aber eine entsprechende Einrichtung beim Weibchen fand er nicht. Der anatomische Bau des Gonopodiums bei *Cnesterodon denticulatus* und *Phalloptychus januarius* läßt ebenfalls eine Einseitigkeit in der Bewegungsfähigkeit vermuten, welche erst die Entwicklung einer geschlossenen Röhre und die Verlängerung des Vas deferens in diese, wie sie *Jenynsia* und *Anableps* zukommt, ermöglicht hat. Alle anderen Arten können den Copulationsstachel nach links und rechts bewegen. Über die Copulation selbst und das vorausgehende Liebesspiel fand ich in der Literatur einige wenige Notizen und eine ausführliche Schilderung Philippis für *Glaridichthys januarius*. Wenn auch seine Beschreibung nicht bis ins einzelne auf jede Art paßt, so gibt sie doch ein allgemeines Bild von der Copulation der Cyprinodontiden. Jherings Angabe, die Philippi für geschlechtsreife Tiere bestreitet, daß das Anale aufgerichtet werden kann, wobei es dann senkrecht nach unten hin absteht, trifft für junge und geschlechtsreife Männchen zu. Es ist dies freilich die erste Bewegungsart des sich ausbildenden Gonopodiums. Diese Bewegung geht beim erwachsenen Individuum bisweilen so weit, daß das Gonopodium sich wagerecht nach vorn richtet, eine Lagerung, die durch ein Gleiten der Flosse seitlich im Winkel von ungefähr 30° zur Längsachse nach vorn ersetzt werden kann. Alle diese Bewegungen führen nicht zu einer Copulation, sondern sollen nur einem Dehnen und Strecken des Gonopodiums dienen.

Je länger das Gonopodium ist, desto kürzere Zeit währt im allgemeinen die Copulation, vor der *Xiphophorus strigatus* noch

---

[1] Die Varietät *reticulatus* unterscheidet sich von der Stammform *Glaridichthys januarius* darin, daß sie die Copulation nach rechts und links ausführen kann.

Liebesspiele aufführt. Er bleibt seitlich vor seinem Weibchen stehen, krümmt unter lebhaftem Zittern seinen Körper halbkreisförmig nach ihm zu, schnellt ein Stück rückwärts und stößt dabei mit seiner Schwanzspitze nach der Urogenitalpapille des Weibchens. Sodann schnellt er wieder die zurückgelegte Strecke vorwärts, um das Spiel von neuem zu beginnen. Genau so paradiert *Poecilia reticulata* vor seiner Gefährtin, nur daß dieser Fisch nicht das Caudale derartig bewegt, sondern dabei seine öfters modifizierte Schwanz- und Rückenflosse ausbreitet, die er vorher teilweise zusammengefaltet trägt.

Weitere Eigenheiten sind an *Belonesox belizanus* wahrzunehmen. Das Männchen beobachtet unausgesetzt das Weibchen, wobei es die für die Zahnkarpfen charakteristischen Stellungen einnimmt. Dann ändert es plötzlich sein Verhalten und bleibt etwas seitlich unterhalb des Weibchens stehen, und zwar so, daß es mit seiner Schwanzflosse dem Caudale oder dem Kopfe des Weibchens zugekehrt ist. Dabei wird der Schwanz schwach nach der Gefährtin gebogen, dessen Caudale Wellenbewegungen ausführt. Die Brustflossen werden heftig vor- und rückwärts geschlagen und das Dorsale, dessen Strahlen sich in der Längsachse des Tieres bewegen, auffällig nach der Seite des Weibchens gebogen. Die Bauchflossen und das Gonopodium, das nur ganz wenig seitlich nach dem Weibchen zu gehalten wird, führen heftige, rotierende Bewegungen aus, so daß die ganze Muskulatur in Vibration gerät. Dabei werden die abgesonderten und verlängerten Strahlen, neun bis elf, welche wieder selbständige Bewegungen ausführen können, noch mehr seitwärts nach dem Weibchen gerichtet. Ja, es kann der Fall eintreten, daß das Gonopodium in der Ruhelage bleibt, und nur dieser Teil zitternd nach dem Weibchen visiert. Die orangeroten Adern ziehen längs der Strahlen und als Sammelgefäß am Grunde der Flosse hin und treten viel mehr als beim Weibchen hervor. In diesen, von dem übrigen Anale abgesonderten Teil führt ein besonders dickes Gefäß, und dadurch erhält der neunte bis elfte Strahl eine auffällige Färbung, so daß ich, als der Vorgang zum ersten Male zu beobachten war, den Eindruck von roten, nach dem Weibchen visierenden Fäden hatte. Darnach erklärt sich nun die besonders kräftige Ausbildung der letzten Analstrahlen und -träger im Gegensatz zu den anderen Zahnkarpfen. Nunmehr wird auch die Verlängerung der letzten Analstrahlen von *Petalosoma cultratum*[1] zu einem ähnlich wirkenden Reizorgan verständlich.

[1] Nur bei *Petalosoma cultratum*, *Glaridichthys januarius*, *Gulapinnus decem-*

Petalosoma cultratum hat hinter dem Gonopodium ein zweites einzigartiges Anale (sichtbar in der Photographie von *Tomeurus gracilis* = *Petalosoma cultratum*, Stansch 1911, S. 47). Es ist ein Flossensaum, der, wie es den Anschein hat, weder von Lepidotrichen, noch Aktinotrichen gestützt wird. Er besteht aus 15 dachziegelartigen Vorsprüngen der Cutis[1], die auf beiden Seiten je von einer Schuppe überdeckt werden.

Die vor der Analis gelegene sechsstrahlige Bauchflosse wird von der Ausbildung des Gonopodiums beeinflußt. Es sind zwei Richtungen in ihrer Entwicklung zu unterscheiden, die einer Reduction und die einer Modifikation. Bei den Gambusen (Fig. 16, *V.*), *Glaridichthys* und *Gulapinni* erscheint die Ventralis gegenüber den anderen Flossen überaus klein. Es sind alles Formen, bei denen die Bauchflosse sehr weit nach vorn gelegen und das Gonopodium ansehnlich lang ist. Bei *Platypoecilus*, *Xiphophorus*, *Heterandria*, *Poecilia* und *Petalosoma*, alles Arten mit kleinerem Gonopodium, tritt das Ventrale in den Dienst der Copulation, um die durch die Kürze des Gonopodiums schwierigere Befruchtung zu sichern. Der erste Strahl bleibt sehr kurz, während der zweite bedeutend verlängert wird. Bei *Petalosoma* haben alle ersten drei Strahlen an Ausdehnung gewonnen. Beide, bezw. alle drei, sind stärker als die übrigen Strahlen, die nach innen zu an Länge abnehmen. Dazu kommt noch eine auffällige Verdickung der Cutis am zweiten Außenradius. Durch diese erst postembryonal mit der Ausbildung des Gonopodiums zugleich beim Männchen entstehende Verlängerung vermag das Ventrale in der Ruhelage mehr oder weniger das Gonopodium zu decken. Die weitere Funktion besteht darin, bei der Copulation das Anale in seiner extremsten Stellung zu stützen. Bei *Poecilia latipinna* (Fig. 28) waren die ersten beiden Strahlen außerdem noch mit kleinen Zähnchen versehen.

Die Brustflossen[2] weisen keine Änderungen auf.

Dagegen sind wieder im Bau der Rückenflosse[3], die bei

---

maculatus, *Haplochilus latipes* und *sexfasciatus* zählte ich 5, bei *Poecilia latipinna* einmal 7 Strahlen.

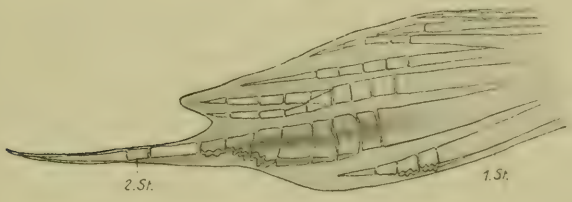
[1] Die über die Natur dieses zweiten Anale (Fettflosse?) Aufschluß gebenden Präparate waren zur Untersuchung noch nicht fertig.

[2] *Poecilia reticulata* 12—13 Strahlen, *Poecilia vivipara* 13, *Gambusia Holbrookii* 11—12, *Platypoecilus maculatus* 10, *Belonesox belizanus* 13—14, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* 12—14, *Gulapinnus decem-maculatus* 8, *Haplochilus latipes* 13, *Hapl. sexfasciatus* 18, *Anableps anableps* 24.

[3] *Poecilia amazonica* 6 Strahlen, *Poecilia latipinna* 7, 10 und 13, *Gambu-*

den Liebesspielen aufgerichtet wird, bei den Männchen von *Poecilia amazonica* (Stansch 1910, S. 29), *heteristia* (Regan, Stansch 1911, R. 20), *reticulata*, *latipinna* und *Xiphophorus strigatus* sekundäre Geschlechtsmerkmale zu beobachten. Bei den drei zuerst angeführten Arten werden die hinteren Strahlen bedeutend verlängert und in eine caudalwärts gerichtete Spitze ausgezogen. Außerdem prangt die Flosse in besonderem Farbenschmuck. Männchen von *Poecilia latipinna* und *Xiphophorus* haben ein bedeutend höheres und breiteres Dorsale als die Weibchen, aber die Breite ist nicht durch eine Differenz in der Strahlenzahl bedingt. Am schönsten ist die Modifikation an *Poecilia latipinna* entwickelt (Garman, Tafel XII, 1895), deren Name auf diese Eigenheit Bezug nimmt. Nach Garman wandert die Rückenflosse vom *Poecilia latipinna*-Männchen postembryonal nach

Fig. 28.



Ventrale von *Poecilia latipinna* ♂.

vorn (Garman 1895, Tafel XII). Interessant ist dann die Mitteilung bei Stansch (1910), daß sich bei den Männchen der Nachzucht teils hohe, teils normale Rückenflossen bilden.

Eine ähnliche Umbildung vermag das Caudale aufzuweisen, dessen Strahlenzahl[1] bei einzelnen Formen stark wechselt. Beim *Poecilia reticulata*-Männchen können die oberen Strahlen verlängert sein. Umgekehrt bilden die untersten Strahlen des *Xiphophorus*-Männchens ein langes Schwert (Meek 1902), nach dem die Art ihren Namen »*Ξίφος φέρων*« erhalten hat. Beide Verlängerungen der

---

sia Holbrookii 8, *Gulapinnus decem-maculatus* 8, *Anableps anableps*, *Belonesox belizanus*, *Platypoecilus maculatus*, *Poecilia vivipara*, *Petalosoma cultratum* 8—9, *Jenynsia lineata*, *Haplochilus Chaperi* 9, *Fundulus heteroclitus* 9—11, *Cnesterodon denticulatus* 10—11, *Haplochilus latipes*, *Poecilia reticulata* 11—13, *Lebias sophiae* 12, *Xiphophorus strigatus* 13, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* 14, 16—17, *Fundulus gularis* 15.

[1] *Poecilia amazonica* 22—25 Strahlen, *Poec. reticulata* 23—25, *Haplochilus sexfasciatus* 23, 29, *Glaridichthys januarius* 24—25, *Gambusia Holbrookii* 24—27,

Schwanzflosse sind als sekundäre Geschlechtsmerkmale mit prächtigen Farben ausgestattet. Das Schwert wird ungefähr vom 21. bis 23. Strahle gebildet. Die Außenradien, 18 bis 20, beteiligen sich insofern, als sie sich, wenn auch nur wenig, verlängern, wobei ihre in normaler Weise gespaltenen Enden ungleich lang werden. Das Ende des Schwertes weist bei vielen älteren Männchen einen Knick nach unten auf. Diese Modifikationen der Schwanz- und Rückenflosse treten erst bei der Geschlechtsreife, die des Caudale und Dorsale bei *Poecilia reticulata* oft noch nach ihr ein. Es sind insbesondere keine sicheren Schlüsse aus der Länge des Schwertes auf die Entwicklungsstufe des Gonopodiums zu ziehen, da hier die verschiedensten Stadien nebeneinander zu finden waren. Nur so viel ließ sich feststellen, daß das Anale des Männchens gebildet war, wenn das Schwert die Hälfte seiner endgültigen Länge erreicht hatte.

Die Vermutung, daß die Umbildung der Schwanzflosse bei *Xiphophorus* von Einfluß auf das Knochengerüst sei, welches das Caudale stützt, bestätigte sich nicht. Ryder hat diesen Skelettteil von *Gambusia patruelis* in einer skizzierenden Zeichnung wiedergegeben und eine Gephyrocerkie festgestellt. In den Bereich der Schwanzflosse sind die letzten drei bis sieben Wirbel einbezogen, deren Processus spinosi sich zu Hypuraldornen entwickelt haben. Bei einem Weibchen von *Poecilia latipinna* kamen, namentlich im Bereich des Caudale, einem Wirbel mehrere Apophysen (7) zu, ein Verhalten, das durch Synostose zustande gekommen war. Hyrtl (1860) gibt an, daß nur in der Flossenregion, und da als Höchstzahl fünf, Wirbel verschmolzen gefunden worden seien. Beistehende Tabelle veranschaulicht die Synostose bei diesem Fische.

Poecilia latipinna, *heteristia*, *Cnesterodon denticulatus*, *Fundulus gularis*, *Gulapinnus decem-maculatus*, *Haplochilus latipes* hatten die letzten vier Wirbel, *Petalosoma cultratum*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, *Haplochilus sexfasciatus*, *Xiphophorus strigatus* fünf und *Anableps anableps* sechs Wirbel in den Bereich der Flosse gezogen. Bei *Poecilia amazonica*, *reticulata*, *Gambusia Holbrookii*, *Platypoecilus maculatus* konnte der fünfte Wirbel einen ventralen Hypuraldorn ent-

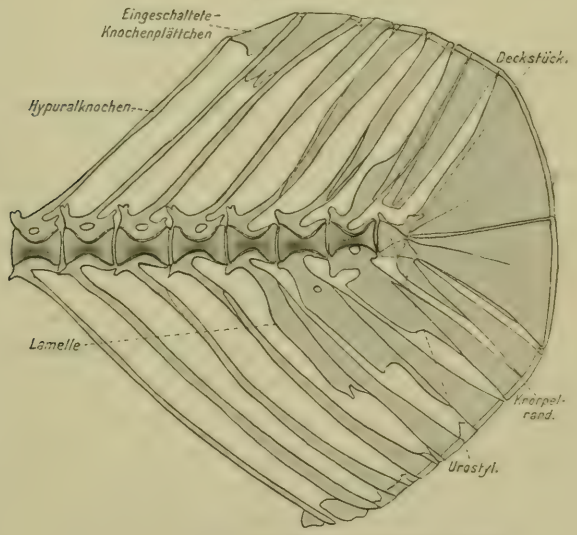
---

31, *Petalosoma cultratum*, *Fundulus gularis* 25, *Platypoecilus maculatus* 26, 28, 30—32, *Gulapinnus decem-maculatus* 27, *Haplochilus latipes* 27—32, *Cnesterodon denticulatus* 28—31, *Poec. vivipara* 29, *Fund. heteroclitus* 29—30, *Poec. latipinna* 29, 32, *Xiphophorus strigatus* 30—32, *Belonesox belizanus* 34, 36—37, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* 32, 34—35, *Anableps anableps* 35, 37, *Jenynsia lineata* 32.

	Wirbel	Hämapophyse	Neurapophyse
Schwanz	Caudale 1	Hypurale und ein freier Hypuraldorn	Hypurale und ein freier Hypuraldorn
	Caudale 2	1 (so breit wie d. Wirbel	1 (so breit wie d. Wirbel)
	3	7	7
	4	1	1
	5	2 u. unvollständig ein 3.	2
	Anale und Dorsale 6	1	1
	Anale und Dorsale 7	3	3, eine 4. mit der vom 6. verschmolzen
	Anale und Dorsale 8	2	2
Rumpf	9	1	1
	10	1	1
	11	1	1
	12	1	1
	13	2	2
	14 bis 17	je 1	je 1
	Pectorale 18	1	1

wickelt haben, während ihm ein dorsaler fehlte. Dasselbe gilt für den achten Wirbel von *Belonesox* (Fig. 29). Hierin, sowie in ihrer

Fig. 29.

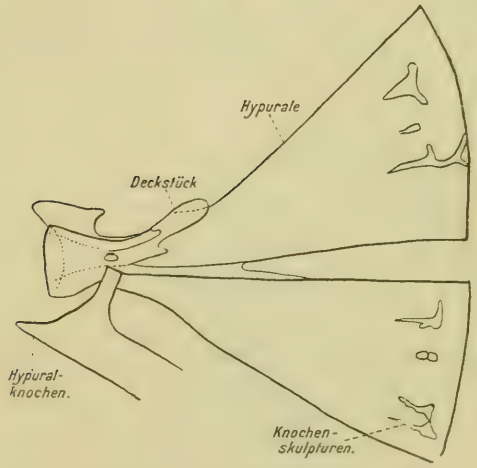


Wirbelsäulenende von *Belonesox belizanus* (Kner) ♂.

größeren Länge und Breite bekundete sich die allgemein bekannte stärkere Entwicklung der caudalen ventralen Flossenstrahlen und Processus spinosi, die zu einer Heterocerkie geführt haben soll.

Je mehr aber die Schwanzflosse sich rostralwärts ausdehnt, desto mehr wird wieder (nach Bütschli 1910) die innere Heterocerkie zurückgedrängt. Da auch bei den Poeciliden sich eine größere Anzahl von Wirbeln am Stützen der Schwanzflosse beteiligt, die Flosse sich also nach vorn verschoben hat, so läuft der letzte Wirbel nur in ein kurzes gedrungenes Urostyl aus, dessen dorsale Biegung bisweilen nur noch angedeutet ist. Die Chorda verläuft bis in die Spitze des Urostyls. Hertwig (1906) schreibt: »Solche Fälle, wo das ganze heterocerk veränderte Schwanzwirbelsäulenende beim ausgebildeten Tier fehlt, z. B. *Hippocampus, Gambusia, Anguilla*, und dadurch eine sekundäre Diphycerkie, sogenannte Gephyrocerkie, zustande gekommen ist, sind embryologisch noch nicht untersucht, und es ist deshalb noch nicht bekannt, ob auch die einzelnen Etappen erhalten sind.« Gerade bei *Gambusia* haben wir freilich noch eine — wie bei der Mehrzahl der Cyprinodontiden — deutliche innere Heterocerkie, die von Ryder übersehen wurde. Nach Mazza (1902) durchläuft *Lebias calaritanus* tatsächlich noch ein heterocerkes Stadium. Er gibt als Erklärung für eine Abbildung auf Tafel III, die aber dem Buche fehlte, an: »Stadio in cui la coda si presento eterocerea«. Das Urostyl verläuft in den oberen Teil des Hypurale, auf das zugleich ein Knochen übergreift (Fig. 29, 30), welcher wahrscheinlich auf die sogenannten Deckstücke (bei *Salmo salar*) zurückzuführen sein wird. Zwischen diesen Knochen und mit ihm verschmolzen lagert das Hypurale, das am dorsalen und ventralen Rand des letzten Wirbels sich entlang zieht. Es hat die Form eines Fächers, der durch die Tendenz, eine kräftige Knochenplatte zur Stütze des Caudale zu schaffen, entstanden ist. *Xiphophorus*, *Pseudoxiphophorus*, *Glaridichthys*, *Platypoecilus*, *Poecilia* weisen je nach dem Alter des Tieres ein mehr oder weniger großes Foramen auf,

Fig. 30.



Hypurale und Urostyl von *Anableps anableps* ♂.

das auf eine Doppelnatur des Fächers schließen läßt und sich stets am Grunde des Hypurale unterhalb des Urostyls befand. Bei *Belonesox* (Fig. 29) bildete der Fächer zwar eine einheitliche Platte, aber in der Richtung des Foramens durchzog ihn eine tiefe Längsrinne, neben der sich noch zwei Nähte erkennen ließen. *Poecilia latipinna*, *Anableps anableps* (Fig. 30) und *Haplochilus rubrostigma* (Day) standen auf einer tieferen Entwicklungsstufe insofern, als eine Zweiteilung des Fächers vorlag. Bei zuletzt genanntem Tiere hatte sich außerdem die dorsale Hälfte analog den Nähten bei *Belonesox* gespalten, was zum mindesten auf eine Entstehung des Hypurale aus vier ventralen Processus spinosi schließen läßt. Der Fächer von *Anableps*, an dem man merkwürdige Knochenskulpturen sah, bestand deutlich aus einer linken und rechten Platte, während nach Götte (1879) die Hypuraldornen schon als unpaare Stäbe angelegt werden. Dorsal und ventral vor dem Fächer liegt stets ein freier Hypuraldorn, der noch dem ersten Wirbel angehört. Der obere hat die Form eines Keiles, der untere umfaßt an seinem proximalen Ende klammerförmig das Hypurale. An ihrem Vorderrande verbreitern sich beide in eine sekundäre Knochenlamelle, die auch die anderen Hypuraldornen aufweisen können, und die kein Knorpelstadium durchläuft. Rostralwärts treten sie natürlich mehr und mehr zurück; so besitzt sie *Belonesox* noch am Hypuraldorn des vierten Wirbels, während sie sich für gewöhnlich nur bis zum zweiten Wirbel erstrecken. In dieses Knochengerüst schieben sich an und zwischen die distalen Enden der äußersten Hypuraldornen noch unregelmäßig geformte Knochenplättchen, die den Rand des Skelets in seiner Wirkung zu einer Einheit erheben, was noch durch Zusammenwachsen der knorpelig bleibenden Außenränder der Hypuraldornen verstärkt wird. Diese können lange als Knorpel, selbst beim erwachsenen Tiere, noch erhalten bleiben und werden erst später von einer Knochenhaut umschlossen. Eine festere Verankerung der Strahlen wird durch ein knopfartiges Anschwellen der mittleren Außenradien an der Stelle, wo sie am Fächer angreifen, erreicht. Dasselbe bezweckt eine Biegung der proximalen Enden der äußeren Strahlen nach der Medianlinie der Flosse zu.

Ein sexueller Dimorphismus prägt sich weiter — abgesehen von der Lebhaftigkeit und Größe — in der Färbung aus. Die Weibchen sind im allgemeinen unscheinbarer als die Männchen, da ihnen meist eine graue Schutzfärbung eigen ist. Nur eine Pigmentanhäufung über dem Ovar, der sogenannte Trächtigkeitsfleck fällt bei *Poecilia*,

Platypoecilus und *Xiphophorus* auf. Nach den Abbildungen von Stansch kommt er noch *Petalosoma* und *Gambusia* zu. Noch nicht geschlechtsreife Weibchen zeigen keine derartige Pigmentanhäufung, da der Fleck bei der ersten Trächtigkeit auftritt, um dann zeitlebens erhalten zu bleiben. Bei *Jenynsia lineata* stellte Thumm fest (?), daß diese Form nach erstmaliger Befruchtung einen orangeroten Fleck aufweist, der nach der Geburt der Jungen verschwindet, um nie wieder zum Vorschein zu kommen.

Durch Zuchtwahl ist vielfach auch bei dem Männchen ein besonderes Farbenkleid entstanden, auf dessen Variabilität kurz hingewiesen sei. Zunächst kann sie innerhalb der Art zu einer ganz verschiedenen konstanten Färbung, oft sogar der Einzeltiere desselben Wurfes, sei es durch innere oder äußere Faktoren, führen. Für *Platypoecilus* stellt Meek diese Variation auf Tafel VI, 1902 fest. In den Kreis dieser Abänderung gehört die Varietät *reticulatus* von *Glaridichthys januarius* und die wechselvolle Färbung beim *Poecilia amazonica* und *reticulata*-Männchen, die bei letzterem oft so weit geht, daß in einem gut besetzten Aquarium kein Männchen dem anderen gleicht.

Sodann kann eine Wanderung von Pigment und damit eine verschiedene, vorübergehende Färbung bei dem Einzeltiere durch Lichteinflüsse oder Reizzustände, z. B. geschlechtliche Erregung, herbeigeführt werden. Über den Einfluß des ersten Faktors bei *Glaridichthys januarius* und *Gulapinnus decem-maculatus* berichtet Philippi. Einen bisher unbekannten Farbenwechsel, der hier anzuführen ist, kann man bei *Belonesox* beobachten. Am Schwanzstiel sitzt ein schwarzer Fleck. Wird das Aquarium verdunkelt, so breitet sich dessen Pigment über das ganze Caudale aus, und die einzelnen Körnchen legen sich in je einer Reihe an die Ränder der Flossenstrahlen. Nur die ventrale Kante hebt sich bei schwacher Beleuchtung silberweiß ab. Dazu wird das Tier, namentlich ventral, viel dunkler. Längs der Medianlinie tritt ein schwarzer Streifen auf, dessen dichtes Pigment aus dem dort liegenden Myosept heraufgewandert ist. Die Verfärbung erfolgt auch am Tage bei Verdunklung in etwa einer halben Stunde, verliert sich aber bei Beleuchtung innerhalb kurzer Zeit wieder. Die Körperfarbe älterer Tiere, die ständig im Laufe des Tages wechselt, zeigt in der Dunkelheit eine Ähnlichkeit mit dem Jugendkleide. Eigentümlich war, daß das einzige erwachsene Weibchen, das ich besaß, keine derartige Schwarzfärbung mitmachte, während auf die Jungtiere und

das Männchen obige Beschreibung zutrifft. Vielleicht unterscheiden sich darin die erwachsenen Geschlechter.

Eine ähnliche, aber auf geschlechtlicher Erregung beruhende Wanderung des Pigments fand ich bei *Poecilia reticulata* ausgebildet. Auch bei ihr ist der Schwanzstiel mit Farbtupfen geschmückt, von denen ein schwarzer sich bis an die distalen Enden der dorsalen, bisweilen verlängerten Flossenstrahlen ausziehen kann. Philippi beobachtete eine ähnliche Erscheinung an der Dorsalis bei *Glaridichthys januarius* und *Gulapinnus decem-maculatus*.

Die Färbung entwickelt sich erst postembryonal. Die jungen Tiere sind meist mit einer grauen, eintönigen Schutzfarbe, höchstens mit einer einfachen, unauffälligen, aber wichtigen Zeichnung versehen, z. B. mit dem »Januariusfleck« bei *Glaridichthys januarius* oder dem »Schwanzstielfleck« bei *Pseudoxiphophorus bimaculatus*. Das für das Männchen charakteristische Farbkleid zeigt sich nie vor der Verlängerung der Analis, sondern entwickelt sich erst mit beginnender, oft sogar nach vollendeter Umbildung der Afterflosse.

Die Entwicklung des Gonopodiums.

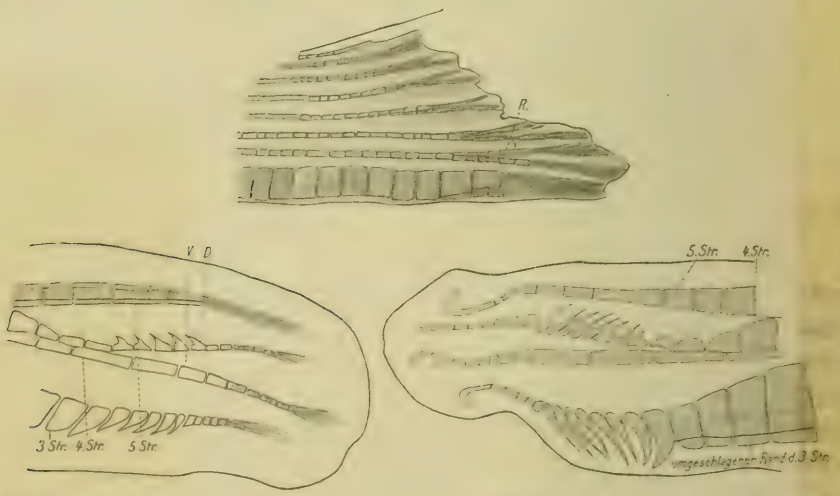
Nach Philippi kann man bisweilen bei der Aufzucht der Tiere eine Arrhenoïdie beobachten, d. h. Fische zugleich mit männlichen und weiblichen Charakteren. Von den Liebhabern ist mit Arrhenoïdie die Tatsache verwechselt worden, daß sich plötzlich einzelne Exemplare aus einem Wurfe noch als Männchen entpuppen, nachdem sich die übrigen Männchen zu normaler Zeit schon lange vorher entwickelt hatten. Bei *Xiphophorus strigatus* zeigte sich die sexuelle Differenzierung nach ungefähr 8 bis 9 Wochen, bei *Belonesox* nach 30 Wochen, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* 50 Tagen, *Platypoecilus maculatus* 76 Tagen, *Glaridichthys januarius*, *Gulapinnus decem-maculatus* 40 Tagen und *Poecilia reticulata* 99 Tagen, bei *Poecilia latipinna* nach 16 Wochen (Stansch) und bei *Poecilia vivipara* nach 40 Tagen (Stansch). Natürlich lassen alle diese Angaben die verschiedenen, überaus das Wachstum beeinflussenden Faktoren[1] außer acht, deren Wichtigkeit sich auch darin ausspricht,

[1] Daß die Belichtung von Einfluß sein mag, zeigt sich darin, daß sich von einem Wurf *Pseudoxiphophori bimaculati* am 19. Juli nach 51 Tagen ein Männchen entwickelt hatte, nach ungefähr gleicher Zeit ebenso zwei von einem Satz am 31. August. Als ich daraufhin die Aquarien an einen ungenügend belichteten Ort brachte, erfolgten keine weiteren Umbildungen. In der letzten Januarwoche wurden die Aquarien wieder ans Fenster gestellt, und jetzt entpuppten sich fast zu gleicher Zeit, ungefähr am 15. Februar, beinahe alle Tiere aus beiden Würfen als Männchen.

daß bei einem Wurfe einzelne Individuen nur die halbe Größe ihrer Geschwister erreichen. Zudem traf es meist zu, daß die zur normalen Zeit sich entwickelnden Männchen den Weibchen im Wachstum zunächst vorauseilten. Daher habe ich bei meinen Untersuchungen von jeder Messung abgesehen und, da auch die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale ganz unregelmäßig eintritt, schließlich auf eine Angabe des Alters verzichtet. Zum Vergleiche ist dann die Entwicklungsstufe des Gonopodiums benutzt worden.

Das erste Stadium in der Ausbildung eines Copulationsorgans bei *Xiphophorus strigatus* zeigt Fig. 31 von einem 164 Tage alten

Fig. 31—33.



Entwicklungsstadien des Gonopodiums von *Xiphophorus strigatus*. *V* ventraler Ast des 4. Strahles; *D* dorsaler Ast des 4. Strahles; *R* Rinne fürs Sperma; *Str* Flossenstrahl.

Tiere. Man sieht, daß der dritte Strahl sich noch mehr, als es der weiblichen Flosse zukommt, verbreitert hat, die drei Strahlen etwas verlängert sind, und der umgebogene Rand des dritten Strahles angelegt wird. Der vierte und fünfte Strahl gleichen noch den anderen. Die Enden sämtlicher Außenradien zerfallen scheinbar in äußerst feine Strahlen, die Elastoïdinfasern, die aber in Wirklichkeit innerhalb der paarigen Knochenstrahlen ansetzen.

Auf dem zweiten Stadium (bei einem 211 Tage alten Tier) hat das Gonopodium ungefähr seine Länge erreicht. Die S-förmige Biegung des dritten sowie die Kräftigung des vierten und fünften Strahles sind vollendet worden. Ferner haben die dorsal gelegenen und die ersten zwei Außenradien ihre endgültige Form erhalten.

Figur 32 (Stadium III) von einem 128 Tage alten Exemplar weist die dichotomische Verzweigung des vierten Strahles mit fünf Zähnen an *D* und sieben noch sehr kurzen am dritten Strahle auf. Die Senkrechtstellung des fünften Strahles ist makroskopisch jetzt gut erkennbar. Die scheinbare Zerfaserung der Strahlen tritt bei beginnender Zahnbildung zurück.

Auf einem Stadium IV wurde neben einer Weiterentwicklung der Zähne der Endhaken vom dritten Außenradius als unverkalktes Ende sichtbar und die dorsale und ventrale Einbuchtung vor dem Endhaken angelegt.

Später (Stadium V) wird der dorsale Endhaken präformiert.

Endlich weist Abbildung 33 von einem 107 Tage alten Tiere (Stadium VI) acht Zähne am dritten Strahle und acht an *D* auf. *V* und *D* sind mehr verlängert worden und nur die abschließenden Knochen an den noch unverkalkten Enden fehlen.

Bei *Poecilia reticulata* wird der Löffel vor den Zähnen angelegt. Eigentümlich ist allen Stadien, daß die Flossenhaut so dick ist, daß sie noch die Zähne und Haken vollkommen umhüllt, was für das fertige Gonopodium nicht in dem Maße zutrifft. Bei der Entwicklung des Gonopodiums schreitet die Ausbildung vom proximalen zum distalen Ende vorwärts. Wichtig ist ferner die Tatsache, daß der anfangs besonders kräftige erste und zweite Strahl in der Entwicklung bei eintretender Umbildung zurückbleiben, und der letzte oder die zwei abschließenden Strahlen reduziert oder gar völlig rudimentär werden. Eine Strahlenanlagerung aber findet nie statt.

II. Anatomische Veränderungen, die durch die Entwicklung eines Gonopodiums bedingt sind.

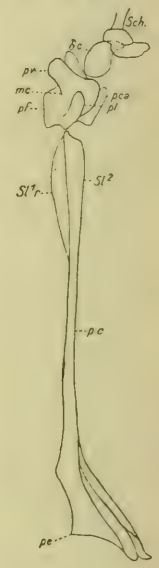
a) Flossenträger.

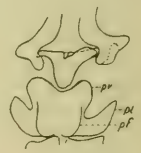
Das Gonopodium der Cyprinodontiden sitzt Flossenträgern auf, die durch Ausbildung von Processus für die Muskulatur und von Gelenken die Beweglichkeit vermitteln und die Analis im Körper verankern. In der Jugend besitzt die Afterflosse nicht nur die normale, dem Weibchen zukommende Form, sondern weist auch deren geringe Beweglichkeit auf. Infolgedessen gleicht sie in ihrem Stützskelet dem des Weibchens, dessen Flossenträger zuerst skizziert seien, um die Besonderheiten des Männchens beurteilen zu können.

Die dem Endoskelet angehörigen Träger, auch Innenradien genannt, bestehen aus drei Teilen, dem proximalen (*pc*), dem mittleren

(*mc*) und dem distalen (*d.c.*) Tragstück, an dem die zu einem langen, kräftigen »Schaftglied« (*Sch*) umgeänderten Strahlenenden (Fig. 1) artikulieren. (Fig. 34, 35, 36.) Nur an der After- und Rückenflosse stützen sich die Außenradien, wie bei allen Teleostiern, auf Innenradien, von denen die der Dorsalis (Fig. 34) jene Gestalt aufweisen, die allgemein in der Literatur wiedergegeben wird. Das proximale Tragstück stellt einen einfachen Stab dar, der größtenteils, wenigstens im Innern, knorpelig bleibt und sich zwischen die Processus spinosi einschiebt. Er ist ein wenig bei der Dorsalis verbreitert und von innen nach außen schräg orientiert. An ihm setzt sich ein bei der Rückenflosse wirbelähnliches, mittleres, im Innern teilweise oder ganz verknöchertes Tragstück an, das hier mit dem proximalen Ende

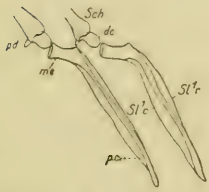
Fig. 35 u. 36.





III. Träger vom Gonopodium des *Belonesox belizanus* (Kner). Seitenansicht Fig. 35. Vorderseite Fig. 36.

Fig. 34.



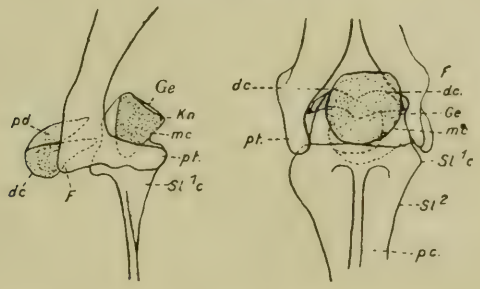
Träger der Dorsalis von *Poecilia latipinna* ♂.

dc distales Tragstück; *mc* mittleres Tragstück; *pc* proximales Tragst.; *pca* Processus caudalis; *pf* Pr. frontalis; *pl* Pr. lateralis; *pv* Pr. ventralis; *Sch* Schaftglied; *Sl¹c* (*Sl¹r*) knöcherne caudale (rostrale) Verbreiterung der Flossenträger.

verwachsen ist und, caudalwärts abbiegend, zum nächsten Träger zieht. Hier schließt es mit einer von Knorpel ausgekleideten Gelenkpfanne (*Ge*) ab, in die sich das distale Tragstück einfügt. Eine solche Gliederung des Trägers in drei Teile (proximal, median und distal cartilago) hat Goodrich (1909) angegeben, sich aber nicht weiter auf die Morphologie der Innenradien eingelassen, sondern

mehr die Entwicklung der Muskulatur, Nervatur und der Träger der unpaaren Flossen behandelt. Die Bezeichnung »Tragstück« ist von

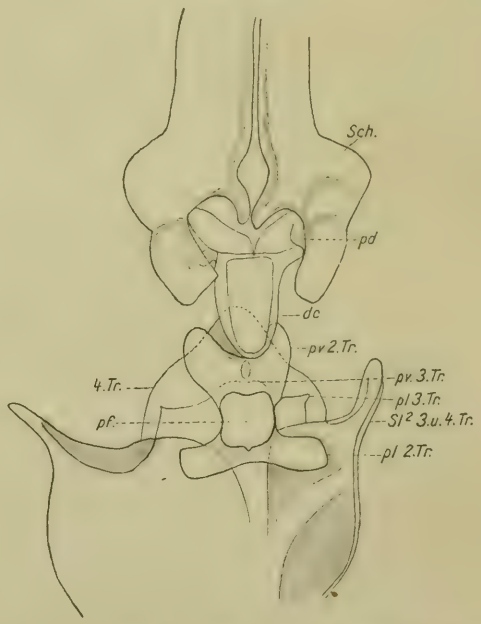
Fig. 37 und 38.



Articulation zwischen den Analstrahlen und ihren Trägern bei dem Weibchen von *Belonesox belizanus* (Kner). *dc* distales Tragstück; *F* Fuß; *Ge* Gelenkpfanne; *Kn* Knorpel; *mc* mittleres Tragst.; *pc* proximales Tragst.; *pd* Processus digitalis; *pt* Processus tegens; *Sl c*[1] caudal gerichtete Verbreiterung des proxim. Tragst. *Sl*[2] seitliche Verbreiterung des proxim. Tragst.

mir eingeführt worden, da die Übersetzung »Knorpel« zu dem Mißverständnis führen könnte, daß die Innenradien stets knorpelig sein müßten. Indessen scheint die Morphologie dieser Skeletteile noch wenig bekannt zu sein, denn noch bei Bütschli (1910) fehlt im Text (bei *Gadus morhua*) und im Bild das distale Tragstück, das aus drei Abschnitten besteht, einem runden, schildförmigen, mehr senkrecht gestellten Teile und zwei caudalwärts gerichteten, nach außen divergierenden, fingerförmigen Fortsätzen (Fig. 37—39). Sie seien als »Processus digitales« (*pd*) bezeichnet. Harrison (1895) schreibt dem distalen Tragstück bei *Salmo salar* eine Kugelform zu, was jedenfalls

Fig. 39.



Vorderseite des II. Trägers von *Glaridichthys januarius* (Phil.) ♂. *dc* distales Tragstück; *pd* Processus digitalis; *pf* Pr. frontalis; *pl* Pr. lateralis; *pv*. Pr. ventralis; *Sch.* Schaftglied; *Sl*[2] Seitenlamelle; *Tr.* Träger.

auf einer Täuschung beruht. Die Processus digitales gleiten in einer Rinne der umklammernden Schaftglieder, die mittels eines fußförmigen Fortsatzes — er sei mit »Processus tegens« (*pt*) bezeichnet — an dem Gelenkkopfe des folgenden Trägers Halt suchen (Fig. 37 usw.). Durch das Kugelgelenk zwischen dem distalen und mittleren Tragstück wird eine Bewegung nach allen Seiten, durch das Gelenk zwischen den Schaftgliedern und dem distalen Tragstück eine solche in der Längsrichtung gewährleistet.

Die proximalen Tragstücke der Afterflosse sind wie die der Dorsalis in der Längsachse des Tieres verbreitert (Fig. 34). Dadurch wirken die einzelnen Innenradien in ihrer Gesamtheit als eine einheitliche Platte und wird die Muskulatur der beiden Seiten voneinander getrennt. Diese Lamellen — ferner kurz mit Sl_1 bezeichnet — sind am ersten bis dritten Träger namentlich auf der caudalen Seite, beim vierten bis neunten auf der rostralen ausgeprägt und werden nach dem Körperinnern zu schmäler. Oft reicht die Lamelle des zweiten Trägers bis zum dritten, gemäß der Tatsache, daß dieser den Hauptstrahl, den dritten Außenradius, trägt. Neben diesen Verbreiterungen gehen an der Afterflosse noch wenig entwickelte Lamellen nach der rechten und linken Seite (Fig. 38), für die Abkürzung Sl_2 eingeführt sei. Auch sie verlieren sich nach dem Körperinnern zu und werden ebenso wie Sl_1 nicht erst knorpelig angelegt. Dem ersten gedrungenen Träger fehlen die zuerst genannten Seitenlamellen. Er weicht auch insofern von allen anderen ab, als er zwei Strahlen, den ersten und zweiten, trägt, während sonst je einem Träger nur ein Außenradius zukommt. Daher ist in der Gelenkfläche für die beiden Tragstücke eine Querleiste ausgebildet (Fig. 40), so daß der erste Träger zwei Gelenkpfannen aufweist. Demgemäß sind auch die Schaftglieder und die distalen Tragstücke etwas anders geformt. Von der Grenze eines mittleren Tragstückes ist an ihm nichts zu sehen, während die anderen wenigstens eine Naht aufweisen. Bei *Platypoecilus maculatus* zeigen der erste Innenradius etwas nach vorn, der zweite bis sechste nach hinten und der siebente bis neunte wieder etwas rostralwärts, ähnlich *Glaridichthys januarius*.

Wichtig ist, daß alle Strahlen (*Belonesox belizanus* Fig. 50, *Poecilia latipinna* Fig. 49, *reticulata*) eine — von außen nach innen gerechnet — rostrale Richtung innehalten (auch unerwachsenes *Xiphophorus strigatus*-Männchen Fig. 60).

Je einem Träger kommt, wie oben erwähnt, ein Strahl zu außer

dem ersten Innenradius. Nur der letzte Träger kann rudimentär sein und keinen Strahl haben. Danach entspricht entweder die Zahl den Trägern (*Glaridichthys januaris* 9 : 9, *Poecilia reticulata* 10 : 10, *Platypoecilus maculatus* 10 : 10) oder ist um eins höher. (*Belonesox belizanus*, *Anableps anableps* 10 : 11, *Cnesterodon denticulatus*, *Xiphophorus strigatus*, *Poecila latipinna* 9 : 10).

Haplochilus latipes und *Chaperi* besitzen äußerst kleine Träger, die ungefähr den Raum zwischen der zweiten Rippe bis achten Hämapophyse einnehmen. (Es werden die Rippen rostralwärts, die Hämapophysen caudalwärts gezählt.) Eine ähnliche Lage von der ersten bis sechsten, bez. ersten bis vierten Hämapophyse haben sie bei *Fundulus gularis* und *sexfasciatus*, wo sie eine normale Größe aufweisen und caudalwärts immer kleiner werden. *Lebias sophiae* führt zu den Weibchen der viviparen Cyprinodontiden über, da die Innenradien nach dem Schwanze zu an Größe gewinnen und die Afterflosse weiter nach vorn gerückt ist. Der fünfte Träger liegt vor der ersten Hämapophyse in der Region des Rumpfes und je zwei zwischen der zweiten und dritten Hämapophyse. Bei den lebendgebärenden Zahnkarpfen schieben sich die letzten Träger zwischen die erste und zweite Hämapophyse ein, oder es lehnt sich auch der letzte Innenradius schon an den ersten, die Leibeshöhle abschließenden unteren Bogen mit Processus spinosus an. Nach vorn reichen sie ungefähr bis zur dritten und fünften Rippe (Fig. 49). An Länge nehmen sie bis zum vorletzten paarweise zu, oder es ist der vierte bis neunte gleichlang. Bei *Poecilia vivipara* besitzen sie alle dieselbe Größe. Mit den mittleren Tragstücken bilden die Innenradien eine rostral sich senkende Linie.

Bei dem Männchen ist der Trägerapparat [1] noch weiter kopfwärts gewandert, und zwar erst während der Gonopodienausbildung. Nur bei *Anableps anableps* und *Jenynsia lineata* behält die modifizierte Afterflosse ihre Lage. Bei *Platypoecilus maculatus* tritt eine kaum festzustellende Verschiebung ein. Dann folgt *Xiphophorus strigatus*. Die größte Verlagerung der Flosse erleiden die Arten mit langem Gonopodium, unter denen *Glaridodon latidens* = *Glaridichthys latidens* (Garman) und *Gulapinnus decem-maculatus* das Extrem bilden.

---

[1] Garman (1895, S. 10) schreibt über den Trägerkomplex: »The basal spines, which the anterior analrays are articulated, ... much broadened.« Diese Beobachtung führt Philippi an und weist auf die starke Muskulatur nochmals hin, aber verwechselt den I. Analträger mit dem II.

Name der Art	Lage der Afterflosse beim ♂	Lage der Afterflosse beim ♀	Um wieviel W. die An. nach vorn gerückt ist	Differenz in Breite des Trägerapparates	Lage des Anale beim unerwachsenen ♂
Gulapinnus decem-maculatus (Fig. 83)	9.—7. R. = 25.—23. W. 7.—6. R. = 25.—24. W.	16.—20. W. (unsicher)	5 W.	2 W.	x_1 7.—1. R. = 23.—17. W.
Pseudoxiphophorus bimaculatus (Fig. 80—81)	6. oder 5. R.—3. R. = 24. oder 23.—21. W.	1. R.—3. H. = 20.—17. W.	4—3 W.	1—0 W.	x_1 3. R.—$3^1/_2$ H. = 22.—$16^1/_2$ W.
Poecilia latipinna (Fig. 49, 97)	7.—4. R. = 22.—19. W.	4. oder 3. R.—1. H. = 19. od. 18.—13. W. u. 3. R. —2. H. = 18.—15. W.	4—3 W.	2—0 W.	
Poecilia viripara (Fig. 88)	8.—6. R. = 21.—19. W.	2. R.—2. H. = 14.—17. W.	4 W.	1 W.	
Glaridichthys januarius (Fig. 84—85)	9.—6. R. = 24.—21. W.	4. R.—1. H. = 21.—17. W.	3 W.	1 W.	
Gambusia Holbrookii (Fig. 77)	8.—4. R. = 27.—23. W.; 7.—5. R. = 26.—24. W.; 7.—4. R. = 26.—23. W.	24.—20. W. (unsicher)	3—2 W.	2—0 W.	x_2 7.—4. R.
Poecilia amazonica (Fig. 82)	$7^1/_2$.—6. R. = $22^1/_2$.—21. W.	20.—16. W. (unsicher)	$2^1/_2$ W.	$2^1/_2$ W.	x 7.—$4^1/_2$ R. = 22.—$19^1/_2$ W.
Cnesterodon denticulatus (Fig. 89)	6.—1. R. = 21.—16. W.	3. R.—2. H. = 19.—15. W.	2 W.	0 W.	x_1 3. R.—2. Gonapophyse x_3 5. R.—1. R.

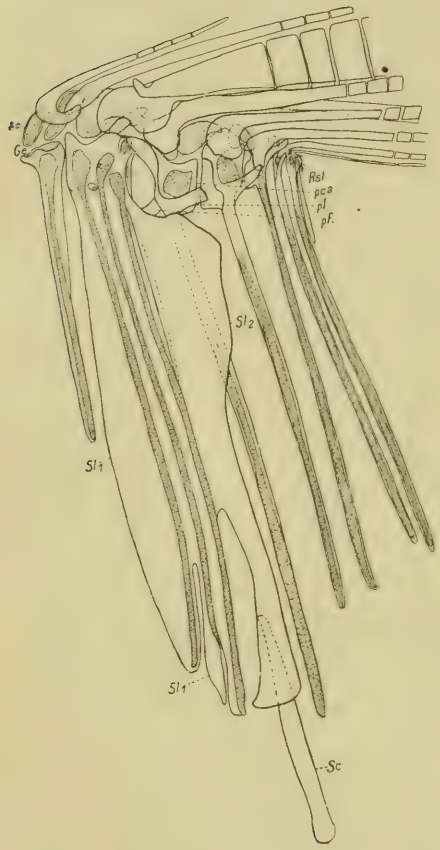
Name der Art	Lage der Afterflosse beim ♂	Lage der Afterflosse beim ♀	Um wieviel W. die An. nach vorn gerückt ist	Differenz in Breite des Trägerapparates	Lage des Anale beim unerwachsenen ♂
Xiphophorus strigatus (Fig. 60, 63)	7. oder 6. R.—4. R. = 20. oder 19.—17. W.	5. R.—1. H. = 18.—13. W.	2—1 W.	2—3 W.	
Poecilia reticulata (Fig. 96)	$6^1/_2$.—5. R. = 20.—$21^1/_2$. W.	4. R.—$2^1/_2$. H. = 20.—$14^1/_2$. W. 3. R.—3. H. = 19. oder 18.—13. W.	$1^1/_2$—$3^1/_2$ W.	4 W.	vor x_1 noch 3. R.—2. H. 2. R.—3. H.
Belonesox belizanus (Fig. 50, 64)	5.—3. R. = 25.—23. W.	3. R.—3. H. = 24.—19. W.	1 W.	3 W.	x_1 3. R.—3. Gonapophyse = 25.—20. W.
Platypoecilus maculatus (Fig. 78—79)	4. R.—2. H. = 18.—13. W.	5. R.—1. H. = 18.—13. W.	0—1 W.	0 W.	x_2 4. R.—2. H. x_3 4. R.—2. H.
Anableps anableps (Fig. 56—57)	29.—24. W.		0 W.	0 W.	
Petalosoma cultratum (Fig. 87)					
Jenynsia lineata	20.—17. W.	18.—16. W.	2 W.	0—1 W.	

(An. = Anale, H. = Hämapophyse, Index = Stadium des Gonopodiums, R. = Rippe, x = unerwachsenes Männchen, W. = Wirbel.)

Außer den Figuren möge vorstehende Tabelle darüber eine Übersicht und einen Vergleich zwischen den einzelnen Arten und Genera geben[1].

Durch die Wanderung kommen die mittleren Tragstücke in ungefähr wagerechter Reihe zu liegen. Ferner werden dabei die einzelnen Träger einander mehr und mehr genähert, so daß die Flosse des Männchens sich mit ihrem Innenskelet im allgemeinen über weniger Wirbel erstreckt als beim Weibchen. Das Maximum wird hier von der *Poeciliae* erreicht. Im Zusammenhang damit kommt es zur Verschmelzung oder zu einer ihr in der Wirkung gleichkommenden Annäherung der Innenradien. Der II. Träger (Fig. 39, 1, 40, 74, 75, 41, 42) stellt nicht mehr einen einzelnen Innenradius dar, sondern ist ein Komplex des 2. bis 4. Trägers, an dem die Strahlen des Gonopodiums im engeren Sinne eingelenkt sind. Dafür sprechen nicht nur die Processus, Suturen, der Nachweis von drei Knorpelstreifen im Träger, sondern es gelang auch, in der Entwicklung die Anlage aus drei selbständigen Trägern nachzuweisen (bei *Xiphophorus strigatus*, *Glaridichthys januarius*, *Cnesterodon denticulatus*, *Platypoecilus maculatus* (Fig. 39, 79, 89). Sie erfolgte ungefähr zwischen

Fig. 40.



Träger des Gonopodiums und Skeletstab von *Glaridichthys januarius* (Phil.). *dc* distales Tragstück; *Ge* Gelenkpfanne; *pca* Processus caudalis; *pf.* Proc. frontalis; *pl.* Proc. lateralis; *Rst.* rudimentärer Träger; *Sc* Skeletstab der Schwimmblase; Sl_1 knöcherne Verbreiterung des Flossenträgers in der Längsrichtung des Tieres; Sl_2 seitliche Verbreiterung.

[1] Der Wert der Tabelle wird insofern etwas beeinträchtigt, als noch die Schwankungen in der Wirbelzahl in Rechnung zu setzen sind.

dem I. und II. Stadium des Gonopodiums. Es wird so eine Stärkung der Bewegbarkeit des Copulationsorgans erreicht, da der Träger in seiner Kompaktheit eine bessere Stütze für die Hauptstrahlen abgibt. Diese Verschmelzung beruht auf einem Zusammenwachsen einerseits von den mittleren Tragstücken, anderseits von den Seitenlamellen Sl_1 und Sl_2. Sl_1 ist nur an dem II. Träger kräftig entwickelt. — Zum Unterschied von den Trägern der Weibchen oder der jungen Männchen seien diejenigen der entwickelten Männchen mit römischen Ziffern bezeichnet. — An den folgenden ist Sl_1 nach dem Körperinnern zu stärker als nach außen, verliert aber um so mehr an Bedeutung, je weiter es nach hinten liegt. Im Zusammenhang damit kann, wie bei *Acipenser sturio*, eine Trennung des mittleren und proximalen Tragstückes vom IV. Träger an erfolgen. Sie sind dann nur durch die Seitenlamellen Sl_2 verbunden, zwischen denen an dieser Stelle ein schmales Dreieck frei bleibt (Fig. 35, 41). Letztere, die bei einer Untersuchung infolge ihrer starken Ausbildung zuerst das Augenmerk auf sich lenken, dienen namentlich zur Stütze für die Muskulatur der Flosse. Umgekehrt wie Sl_1 verbreitern sie sich nach außen zu und verleihen so dem proximalen Tragstück Keilform. Außerdem stehen sie im caudalen Winkel vom Träger ab und geben dem Ganzen eine dachähnliche Gestaltung. Die »Dächer« decken einander und werden von vorn nach hinten zu immer kleiner. Das Extrem hat wieder der Hauptträger erreicht, dessen Seitenlamelle die doch auch stark entwickelte des folgenden Innenradius völlig verbirgt und an der 3. Komponente des II. Innenradius ansetzt. An ihrem nach dem Körperinnern gerichteten Ende haben der II. und III. Träger eine besonders angepaßte Gleitfläche und eine Halt verleihende Zangenbildung für das dort an den Trägerkomplex herantretende Skelet geschaffen, auf deren speziellere Ausbildung später noch eingegangen wird (Fig. 74, 75).

Die geringere Bedeutung der Normalflosse spricht sich nicht nur in den Lamellen der proximalen Tragstücke, sondern auch in deren Stärke und Länge mehr als beim Weibchen aus. Der I. Träger ist halb so lang als der II., der III. ist der längste und wird höchstens von den Seitenlamellen des II. Trägers überragt. Die übrigen verkürzen sich paarweise.

Während beim Weibchen die Zahl der Träger und Strahlen harmoniert oder nur um eins differiert, tragen beim Männchen oft die letzten Träger keine Strahlen und sind rudimentär geworden. Beim jungen Tiere ist die Zahl der Innenradien größer oder wenig-

stens die Entwicklung der caudalwärts abschließenden eine relativ stärkere. Beistehende Tabelle gibt darüber einen Einblick.

(*Lebias sophiae* 9 : 11),	*Gambusia Holbrookii* VII ; 11 oder VIII : 11,
(*Fundulus heteroclitus* 13 : 11),	*Glaridichthys januarius* (und var. *retic.*) X : 10,
Poecilia amazonica VIII : 9,	*Gulapinnus decem-maculatus* VIII : 9, x_1 11 : 9,
- *vivipara* VII : 9,	*Platypoecilus maculatus* IX : 10 oder X : 10, x_2 IX : 10,
- *reticulata* VII : 9 oder VIII : 10, x_3 IX : 10,	*Pseudoxiphophorus bimaculatus* VIII : 11, x_2 9 : 11,
- *latipinna* IIX : 10, x_3 VII : 10,	*Belonesox belizanus* VIII : 11, x_1 12 : 11.
Xiphophorus strigatus X : 10, x noch vor 1. 10 : 10,	
Cnesterodon denticulatus VII : 10, VII : 9, x_1 12 : 10,	
Petalosoma cultratum VII : 10,	

Natürlich nimmt auch die Ausbildung der mittleren Tragstücke von vorn nach hinten zu ab.

Sie schließen sich in den »Processus laterales« (*p.l*) flügelartig verbreitert (Fig. 35, 36, 40) an die Seitenlamellen Sl_2 an, deren äußeres Ende stets in einen umgeschlagenen Rand ausläuft. Diese kräftigen Fortsätze, die also die Seitenlamellen Sl_2 weiterführen, sind meistens beim II. und III. Träger caudalwärts, bei den übrigen rostralwärts gerichtet. Dazu kommt ein einfacher oder paariger, scharf ausgeprägter, frontaler (*pf*) und caudaler (*p.ca.*) Fortsatz, die beide ein Ineinandergleiten der Trägerköpfe vermitteln (Fig. 35, 36). Ventral zieht sich das mittlere Tragstück ebenfalls in zwei Processus (*p.v*) aus, um die Gelenkpfanne für das distale Tragstück zu bilden, wobei der caudale stets länger als der rostrale wird.

Der I. Träger gleicht im allgemeinen dem des Weibchens, nur daß bisweilen die erste Gelenkpfanne auf die Vorderseite des mittleren Tragstückes hinabgerutscht ist (Fig. 41).

Die distalen Tragstücke werden ebenfalls von dem Zusammendrängen in Mitleidenschaft gezogen, indem sie ihre Lage und Form den neuen Bedingungen anpassen müssen. Daher gehört z. B. das fünfte distale Tragstück nicht mehr dem II. Träger an, sondern dieses und die folgenden sind oft um einen Träger nach hinten gedrängt worden, und so erklärt sich auch die intensive Ausbildung des III. Innenradius und die Mehranlage von Strahlen gegenüber dem Weibchen.

Was endlich die Strahlenenden anbetrifft, so ist die fußförmige

Gestalt noch stärker ausgeprägt und nach Gebrauch verschiedenartig umgeformt worden. Dazu haben sich die unmittelbar an den Schaft des dritten Strahles sich anschließenden Glieder bedeutend gegenüber den übrigen verkürzt (Fig. 1).

Nunmehr will ich auf einzelne Abweichungen bei den Arten eingehen. Die Träger zwei bis vier von *Gulapinnus decem-maculatus* sind nur am Kopfe verschmolzen und zwar so, daß sie deutlich noch eine Naht erkennen lassen. Die Processus laterales des 2. mittleren Tragstückes sind nach vorn gerichtet und die caudalwärts schauenden des 4. und des III. mittleren Tragstückes besonders auffällig entwickelt.

Die vordere Gelenkpfanne des I. Trägers von *Glaridichthys januarius* (Fig. 40) ist nicht herabgerutscht. Die rostrale Lamelle des 2. Trägers verbreitert sich wie auch bei *Xiphophorus strigatus* (Fig. 1), *Platypoecilus maculatus*, *Poecilia vivipara*, *reticulata* und *latipinna* ganz beträchtlich. An ihrem Innenende ist sie durch eine große Einbuchtung vom 3. Träger, der 3. eventuell durch eine kleinere vom 4. getrennt, ein Einschnitt, der bei allen ebengenannten Formen sich wiederholt. Die Seitenlamelle des II. Trägers wird am dorsalen Ende durch eine Einbuchtung selbständig und bildet eine Gabel. Fig. 39 zeigt die Ausbildung des II. Trägers mit seinem starken distalen Tragstücke und den Strahlenenden. Regelmäßig schließt die Flosse mit einem rudimentären Innenradius ab.

Xiphophorus strigatus (Fig. 1) ist dadurch gekennzeichnet, daß der I. Träger nach vorn abbiegt, sich am rostralen Ende nach allen vier Richtungen verbreitert und daß ferner, wie bei *Gulapinnus decem-maculatus*, dem II. Träger ein besonderer Processus am mittleren Tragstück des 2. Innenradius zukommt.

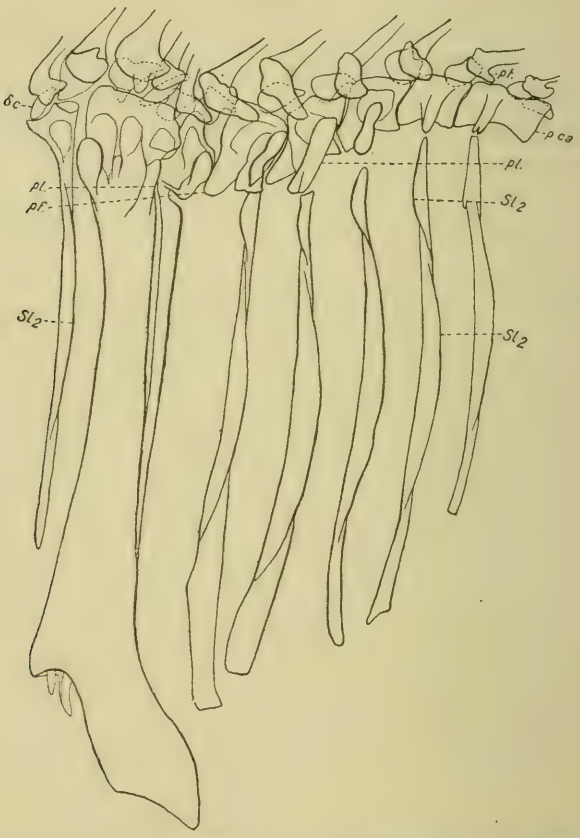
Dieser Art schließt sich auch im Bau der Träger *Platypoecilus maculatus* an.

Gambusia Holbrookii wich wesentlich von der Norm ab, da bei ihr der I. Träger am Kopfe mit dem II., und zwar auf dessen linker Seite verschmolzen war. Außerdem hatten die ersten fünf distalen Tragstücke ihren Platz auf dem verschmolzenen Kopf des I. und II. Innenradius behauptet.

An dem Trägerkomplex von *Poecilia latipinna* ist der Processus lateralis des III. Trägers auffallend entwickelt und das proximale Ende des III. Innenradius hat eine besondere Ausgestaltung erreicht. Über *Belonesox belizianus* orientieren die Figuren 41, 74, 75, 35, 36. Wesentlich ist hier, daß alle drei Strahlen des Gonopodiums am

II. Träger eingelenkt sind und nicht nur das proximale Ende des III., sondern auch das des IV. Trägers sich verdickt und durch Lamellen modiziert haben. Deutlich läßt sich hier die gelenkige Absetzung des Processus frontalis erkennen, während der Processus caudalis eine Pantoffelform für den vorderen Auswuchs des nächsten Trägers

Fig. 41.



Träger des Gonopodiums von *Belonesox belizanus* (Kner). *dc* distales Tragstück; *pca* Processus caudalis; *pf.* Pr. frontalis; *pl.* Pr. lateralis; *pt.* Pr. tegens; Sl_1 knöcherne Verbreiterung des Trägers in der Längsrichtung; Sl_2 seitliche knöcherne Verbreiterung des Trägers.

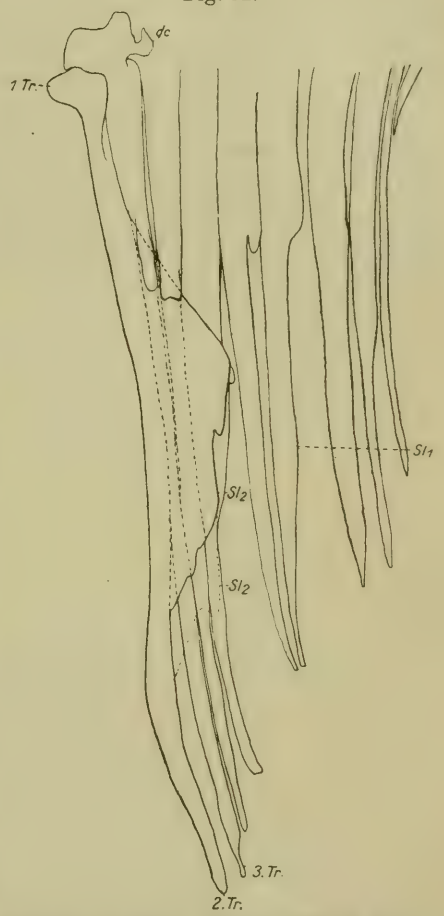
aufweist. Das mittlere Tragstück kann durch Nähte in drei Teile zerfallen.

Cnesterodon denticulatus hat die längsten Innenradien, von denen der I. in seiner Stärke und Länge ungefähr einem sechsten gleicht. Hier sind nicht nur die Träger 2 bis 4, sondern auch der 5. zu dem II. verschmolzen.

Bei *Pseudoxiphophorus bimaculatus* bleiben die Innenradien VI. bis VIII. gleichlang und die Seitenlamellen sind nicht so stark entwickelt.

Anableps anableps (Fig. 42) zeigt die größten Abweichungen. Die beiden ersten Strahlen haben sich in gleiche Front gestellt, wobei der 2. den davorliegenden nach oben gedrückt hat. Diese und der 3. Strahl sind am I. Innenradius eingelenkt, der in sich den 1., 2. und 3. Träger enthält. Vom 1. Träger ist nur noch der Kopf nachweisbar. Processus laterales fehlen dem Weibchen, sind aber beim Männchen stark entwickelt. Bei dem untersuchten Exemplar kam noch eine bedeutend kräftigere Ausbildung der rechten Seitenprocessus gegenüber den linken hinzu, ein Befund, der mit der einseitigen Bewegungsfähigkeit (bei diesem Tier nach rechts) im Einklang steht. Am I. Träger fehlte sogar auf der linken Seite der Processus, obschon er auf der anderen Seite gerade am stärksten von allen entwickelt war. Die Seitenlamellen des proximalen Tragstückes fehlten völlig, nur der I. Träger des Männchens wies eine auf, und zwar hatte sie sich umgeklappt und den folgenden zwei Innenradien angelehnt. Auf der linken Seite war sie größer als auf der rechten. Die Träger des Männchens verbreitern sich in der Längsachse, und dies hat zur Verschmelzung des I. bis VI. Innenradius geführt, von denen der I. der längste ist, die übrigen caudalwärts an Ausdehnung paarweise abnehmen.

Fig. 42.



Träger des Gonopodiums von *Anableps anableps* (Müll.). *dc* distales Tragstück; Sl_1 Verbreiterung des Trägers in der Längsrichtung des Tieres; Sl_2 seitliche Verbreiterung der (*Tr.*) Träger.

Bei *Poecilia reticulata* sind die Seitenlamellen sehr stark ausgebildet, sogar der I. Träger weist eine solche auf. Der II. Träger behält das dritte distale Tragstück.

Im Gegensatz zu dieser Art hat *Petalosoma cultratum* nur am distalen Ende sich abhebende Seitenlamellen. Bloß der II. Träger weist proximal eine schwache, gabelförmige Lamelle auf, die sich dann so stark bei den übrigen viviparen Cyprinodontiden entwickelt hat.

Der lebendgebärende *Hemirhamphus fluviatilis* (Fig. 43) ähnelt den Zahnkarpfen insofern, als beim Männchen die vierzehn Träger rostralwärts bedeutend an Länge zunehmen und sich an die Hämapophysen anlegen, die ihrerseits immer kleiner werden. Daraus kann man schließen, daß sich auch bei ihm die Afterflosse in den Dienst der Copulation stellt, da sich die Männchen der viviparen Cyprinodontiden gleichfalls durch die Länge der Innenradien des

Fig. 43.

Träger des Anale von *Hemirhamphus fluviatilis*. ♂.

Gonopodiums vor den Weibchen auszeichnen. Je länger der Träger, um so größer ist der Halt im Körper, der noch durch das Anlegen an die Hämapophysen erhöht wird.

Welchen Zweck die abweichende Bauart des gesamten Anale hat, läßt sich somit erkennen. Wie verhält es sich aber mit der einzigartigen Wanderung des Gonopodiums?

Sie hat jedenfalls denselben Zweck wie die Verlängerung des Anale, nämlich dem Tiere eine Copulation zu ermöglichen oder wenigstens zu erleichtern. Vielleicht rief auch die Veränderung der Flosse und ihre Bewegungsfähigkeit eine Gegenwirkung in den umgebenden Körperteilen hervor. Diese Hypothese scheint vieles für sich zu haben, wenn man untersucht, wie die Wanderung zustande kommt.

Die Meinung, daß die Wanderung des Gonopodiums durch Anlegen von Trägern sich vollzieht, ist zurückzuweisen, da ich nie eine Anlagerung von Innenradien an der Vorderseite beobachten konnte. Demgemäß bedarf bei Goodrich folgende Stelle einer Korrektur:

»In the ontogeny there is little or no migration of the whole fin. The limb, as a whole, retains its position throughout ontogeny. But if reduction takes place in front and growth takes place behind or vice versa, if in other words, certain segments cease to contribute one end, and certain other segments begin to contribute at the other then apparent motion takes place backwards or forwards. Migration is apparent, not real.«

Fassen wir einmal die Richtung der Träger, die diese im Körper des Tieres einnehmen, ins Auge!

Beim Weibchen sind die Träger alle etwas dorsal rostral geneigt, aber nur so, daß sie die Richtung der benachbarten Rippen innehalten, und daß ihre auf die Wirbelsäule projizierte Länge nie die Größe ihres zugehörigen Wirbels überragt. Dasselbe gilt für das Männchen von *Cnesterodon denticulatus* und *Poecilia reticulata.*

Noch schiefer nach vorn gelagert sind die Träger — die angegebene Reihenfolge innehaltend — bei *Poecilia amazonica* (1/4 Wirbellänge), *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (1/2 W.), *Platypoecilus maculatus* (1 W.), *Gambusia Holbrookii* (1 W.), *Belonesox* (1 W.), *Anableps anableps.* Freilich weist auch das *Anableps*-Weibchen diese Richtung der Innenradien auf.

Eine dritte Gruppe bilden dann — ebenfalls in der angegebenen Aufzählung — *Xiphophorus strigatus* (1/2 W.), *Poecilia vivipara* (1 W.), *Petalosoma cultratum* (1 W.), *Glaridichthys januarius* (1—2 W.) und *Gulapinnus decem-maculatus* (5 W.), bei denen dieTräger sich caudalwärts in den Körper einschieben.

b) Die Wirbelsäule.

1. Im Körperinnern lehnen sich die Träger beim Männchen an die Processus spinosi der Hämapophysen an, während beim Weibchen im allgemeinen nur die letzten Träger eben noch die erste und zweite Hämapophyse erreichen[1]. Diese weisen den Bau von typischen Hämapophysen mit Processus spinosi auf, die rostral an Größe abnehmen, um dann in der Region des Rumpfes den Parapophysen mit Rippen Platz zu machen, die ihrerseits wieder kopfwärts größer werden. Hierbei rücken ihre Basalstümpfe bis auf die Neurapophysen, so daß die Poeciliden hierin noch die Cyprinoiden übertreffen. Nur in der Übergangsregion zwischen Rumpf und Schwanz finden sich bei beiden Geschlechtern Abweichungen.

[1] Ich zähle die Hämapophysen caudal-, die Rippen rostralwärts.

Beim Weibchen ist die erste Hämapophyse schalenförmig verbreitert sowie verlängert (Fig. 45) und weicht von der normalen Richtung ab (Fig. 48), indem sie sich beim trächtigen Weibchen rückwärts beugt und an die zweite Hämapophyse anlehnt. Diese richtet sich ihrerseits steil zu der Wirbelsäule, oft sogar bis zu einer

Fig. 44. Fig. 45. Fig. 46 u. 47.

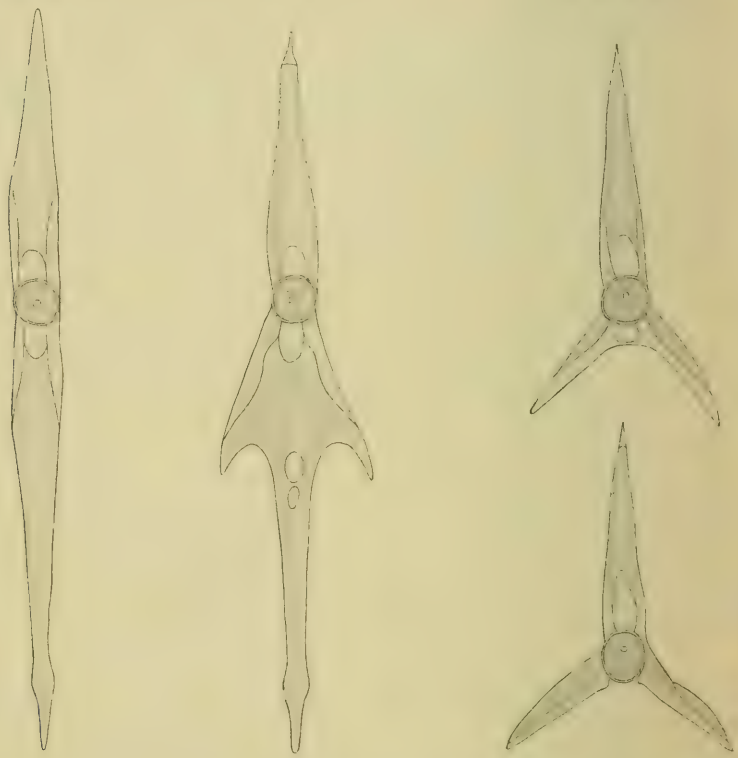
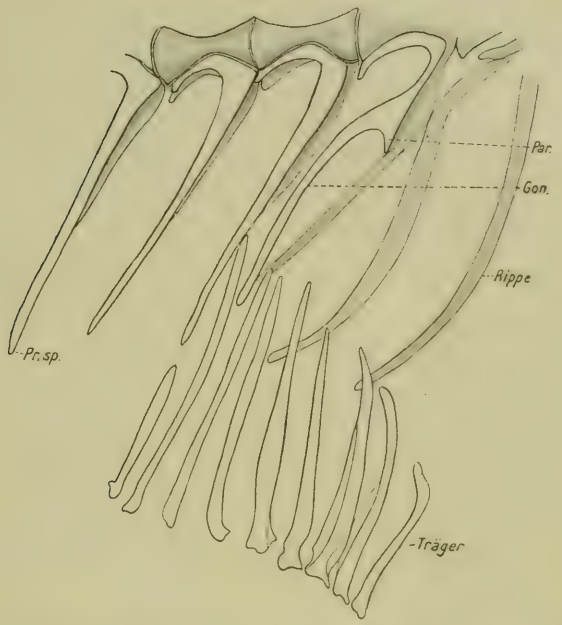


Fig. 44. Zweite »Gonapophyse« von *Platypoecilus maculatus* (Gthr.) ♀. Vorderseite.
Fig. 45. Erste »Gonapophyse« von *Platypoecilus maculatus* (Gthr.) ♀. Vorderseite.
Fig. 46. Erster Brustwirbel von *Platypoecilus maculatus* (Gthr.) ♀. Vorderseite. Fig. 47. Zweiter Brustwirbel von *Platypoecilus maculatus* (Gthr.) ♀. Vorderseite.

rostralen Neigung auf und ist so in der Lage, die erste Hämapophyse zu stützen, in deren Verbreiterung die Schwimmblase beim trächtigen Weibchen ihren Rückhalt findet. Außerdem weisen beide Hämapophysen, an denen also die Träger der Afterflosse Halt suchen, und die ich schon jetzt als »Parapophysen« bezeichnen will, Processus an den Seiten etwas oberhalb des Hämalkanals (Fig. 44, 45, 48—50) auf. Sie sind am ersten Schwanzwirbel bedeutend stärker als beim zweiten entwickelt und tragen hier Rippen, ein Verhalten,

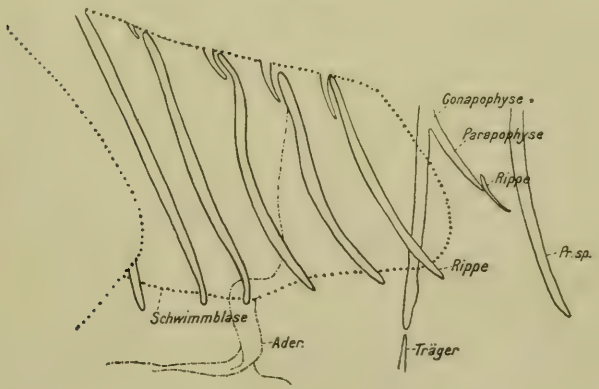
das unter den Teleostiern bisher kein Homologon hat. PHILIPPI der diese modifizierten Übergangswirbel des Weibchens bei *Glari-*

Fig. 48.



Poecilia latipinna ♀. *Gon.* Gonapophyse; *Par.* Parapophyse; *Pr. sp.* Processus spinosus.

Fig. 49.

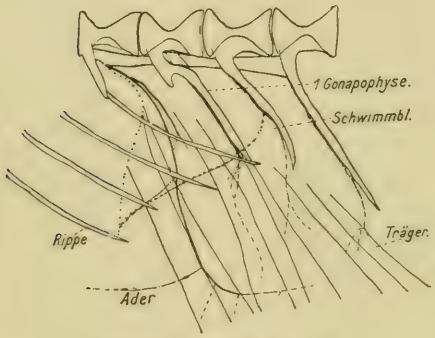


Wirbel aus der Übergangsregion zwischen Rumpf und Schwanz von *Xiphophorus strigatus* ♀. *Pr.* Processus spinosus.

dichthys januarius abbildet und beschreibt, sind diese Costae an den Parapophysen, die erst nach den Processus spinosi entstehen,

entgangen. Im Rumpfe erhalten sich an den zwei folgenden Wirbeln noch Anklänge an die Doppelnatur von Processus spinosus und Rippe (Fig. 46, 47). Ihre Basalstümpfe entsenden nach innen seitlich je einen Processus, die bei dem ersten Rumpfwirbel zur Bildung eines geschlossenen Hämalkanals führen[1]. Danach können wir bei dem Weibchen erstens normale Schwanzwirbel, zweitens Schwanzwirbel mit hinaufgerückten Parapophysen mit oder ohne Rippen, drittens Rumpfwirbel mit Hämalkanal und viertens normale Rumpfwirbel unterscheiden. Für die Hämapophysen mit Parapophysen und Rippen sei schon jetzt gestattet, die Bezeichnung »weibliche Gonapophysen« anzuwenden. An ihnen wie den entsprechenden Neurapophysen waren meist ein oder mehrere Foramina, bisweilen auch Nähte zu beobachten, die auf eine Doppelnatur der Processus spinosi hinweisen.

Fig. 50.



Belonesox belizanus (Kner) ♀.

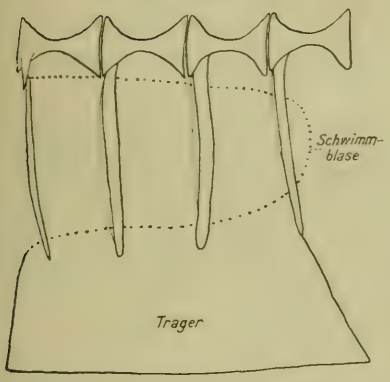
Auf diesen allgemeinen Bauplan hin seien kurz die einzelnen Formen der viviparen Cyprinodontiden geprüft.

Platypoecilus maculatus (Fig. 44—47) trägt eine kräftige Rippe, die an den starken Parapophysen der ersten Gonapophyse sitzt; aber am zweiten Brustwirbel ist es zu keiner angedeuteten Bildung des Hämalkanals gekommen. *Xiphophorus strigatus* (Fig. 49) hatte bisweilen eine winzige, bisweilen eine kräftige Rippe entwickelt. *Poecilia reticulata* und *latipinna* (Fig. 48) schließen sich ganz an das Schema an. Die Rippe ist wieder kräftig ausgebildet. — Bei einer Nachprüfung zweier weiterer Exemplare kam die interessante Tatsache zutage, daß die Leibeshöhle noch bestrebt ist, sich weiter nach hinten auszudehnen, denn es war bei dem einen Individuum zur Ausbildung einer rudimentären, bei dem anderen zur Entwicklung einer vollkommen normalen Rippe an der zweiten Hämapophyse gekommen, und im Einklange damit hatte eine Verkürzung des ersten Processus spinosus stattgefunden. Die längsten Costae weist *Gambusia Holbrookii* auf, die auch an der zweiten Gonapophyse

[1] Wirbel dieser Art finden sich in der »Übergangsregion« der Cyprinoiden.

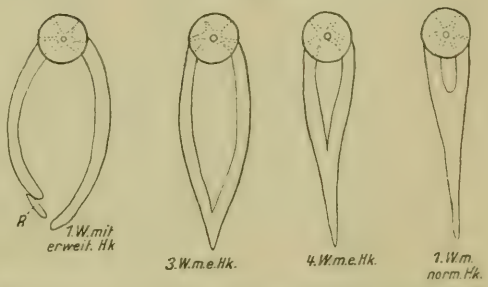
wohl ausgebildete Parapophysen trägt. Ihre Processus spinosi sind zwar auffällig lang, aber dafür schwach. Wirbel der dritten Art fehlten. *Belonesox belizanus* (Fig. 50) besaß keine Rippe an der ersten Gonapophyse, aber einen besonders großen Hämalkanal. Wirbel der dritten Art fehlten wieder. Von *Glaridichthys januarius* hat schon Philippi Abbildungen gebracht. *Cnesterodon denticulatus* fehlte ebenfalls diese Rippe, und am ersten Rumpfwirbel war es noch nicht zur völligen Schließung des Hämalkanals gekommen. *Poecilia heteristia* wies Ansätze zu einem Kanal an den ersten beiden Brust-

Fig. 51.



Pseudoxiphophorus bimaculatus (Gthr.) ♀.

Fig. 52—55.



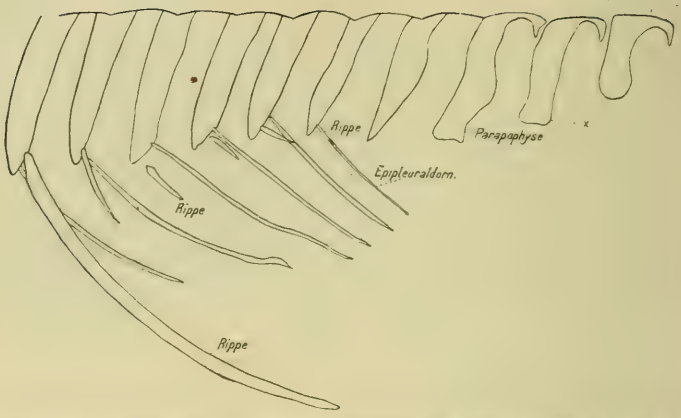
Wirbel von *Pseudoxiphophorus bimaculatus* ♀ aus der Übergangsregion von Rumpf und Schwanz. *Hk.* Hämalkanal; *R.* Rippe; *W.* Wirbel.

wirbeln auf und wich insofern von der Norm ab, als bei dem untersuchten Weibchen auch noch die folgende dritte und vierte Hämapophyse modifiziert war. *Poecilia amazonica* und *Gulapinnus decemmaculatus* fehlten die Wirbel der dritten Art, zuletztgenannter Species auch noch die Rippen an der ersten Hämapophyse. Von allen untersuchten viviparen Cyprinodontiden unterscheiden sich *Pseudoxiphophorus bimaculatus* und *Anableps anableps* in dem Aufbau des Knochengerüstes.

Bei ersterem (Fig. 51—55) vergrößert sich vom 16. Wirbel ab der Hämalkanal zur Leibeshöhle und drängt die Hämapophysen mit Processus spinosi auseinander, was zu ihrer völligen Trennung am 19. Wirbel führt. Am 20. folgen dann normale Rumpfwirbel. Auf der rechten Seite des 19. Wirbels war ein winziges Knochenstück von der Spange abgetrennt, einem Rippenelement nicht unähnlich.

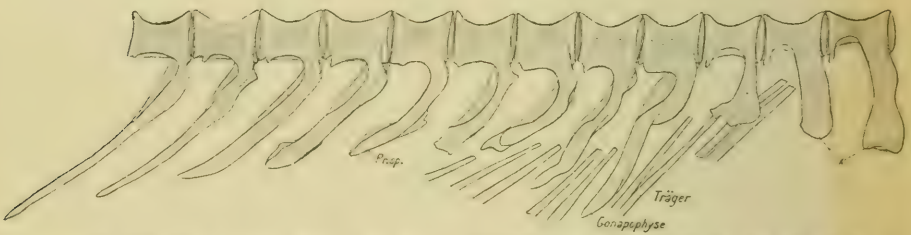
2. In seinem Wirbelbau weicht *Anableps anableps* bei beiden

Fig. 56.



Anableps anableps ♂ (rechte Seite). Die mit × bezeichneten Wirbel wiederholen sich in Fig. 57.

Fig. 57.



Anableps anableps ♂ (rechte Seite). Die mit × bezeichneten Wirbel wiederholen sich in Fig. 56. *Pr.sp.* Processus spinosus.

Geschlechtern von dem der sämtlichen anderen Cyprinodontiden ab, weshalb hier zugleich Männchen und Weibchen behandelt seien. Eine Abbildung des Knochengerüstes (vom Weibchen) bringt Rosenthal (1839) auf Tafel X, Fig. 9, wobei er den 1. bis 16. Wirbel

Fig. 58.

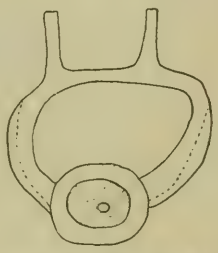
Dorsalseite der Parapophyse von *Anableps anableps* ♂.

als Rückenwirbel mit langen Fleischgräten, den 17. bis 23. als Rückenwirbel mit kurzen Muskelgräten und den 24. bis 25. als Schwanzwirbel bezeichnet. Garman (1895) schreibt: »The ribs are short(!); the broadness of the back ist due to the elongation of the parapophyses, which are wide and concave or troughed and chambered on the upper side.« (Fig. 58.)

Am Skelet des »Hochschauers« (Fig. 56—57) zählt man einen Hals-

wirbel, dann vierzehn mit starken Rippen, an denen besonders große Epipleuraldornen ansetzen, die allen Zahnkarpfen eigen sind. Beim Weibchen folgen dann vier Wirbel ohne Rippen, aber mit Epipleuraldornen. Am ersten dieser vier Wirbel liegen in der Körperwand auf der einen Seite zwei Rudimente einer Rippe. Daran schließen sich fünf Basalstümpfe ohne Rippen und Fleischgräten. Diesen neun Wirbeln entsprechen beim Männchen fünf Wirbel mit rudimentären Costae, an deren Stelle überaus entwickelte Epipleuraldornen treten und weitere vier ohne jede Rippe. Beim Weibchen folgen dann in der Schwanzregion sechs Wirbel mit Hämalkanal und jederseits einem Processus spinosus (Fig. 59), denen sich 28 normal gebaute Schwanzwirbel anreihen. Beim Männchen ist der nächste Wirbel mit einem Hämalkanal versehen, die folgenden drei mit caudal abnehmenden, kräftigen, aber eigenartigen Processus spinosi. Zwischen die vier Hämapophysen schieben sich je zwei stark verlängerte Träger ein, von denen die vordersten beinahe die Wirbelsäule erreichen und die Ausbildung eines Processus spinosus unterdrückt haben. Dieselbe Modifikation ist am nächsten, dem fünften Wirbel eingetreten. Je nach der Bedeutung der Träger nimmt der Processus spinosus an den drei Wirbeln an Länge ab. Ich möchte den Namen Gonapophyse, den Philippi »für die starken rostral- und ventralwärts zu den Flossenträgern des Gonopodiums ziehenden Subvertebralfortsätze« geprägt hat, weiter fassen und die Bezeichnung auch für diese im Dienste des Gonopodiums modifizierten fünf Hämapophysen anwenden, wie ich schon beim Weibchen die entsprechend gelegenen und umgebildeten Hämapophysen ebenso als weibliche Gonapophysen bezeichnet habe, da sie in ihrem Bauplan und ihrer Funktion als im Dienste der Fortpflanzung und Stützung der Afterflosse umgebildete Hämapophysen den Gonapophysen des Männchens entsprechen. An die Gonapophysen des Männchens von *Anableps anableps* schließen sich noch vier anormale Wirbel an, deren Processus caudalwärts sich verlängern, um schließlich in die 19 normalen Schwanzwirbel[1] überzugehen. Interessant ist noch die starke Entwicklung der vorderen und hinteren neuralen

Fig. 59.



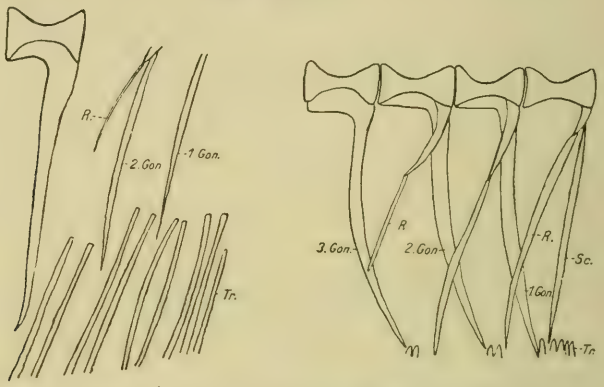
Gestalt des 29.—34. Wirbels von *Anableps anableps* ♀.

[1] Wie das Organsystem vor den Schwanzwirbeln beschaffen ist, war nicht festzustellen, da alle vegetativen Organe zerstört waren.

Zygapophysen, die auch alle übrigen Zahnkarpfen, wenn auch nicht so ausgeprägt, besitzen. Nicht nur in der Ausbildung der verschiedenen Wirbel, sondern auch der Zahl nach besteht ein sexueller Dimorphismus, da das Weibchen 58, das Männchen 52 Wirbel hat.

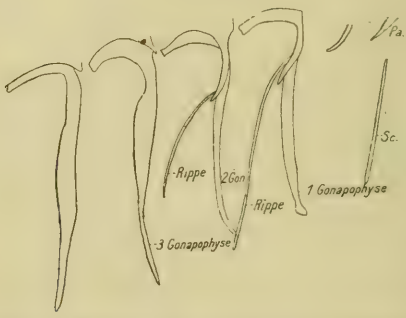
Welche Beziehungen bestehen zwischen den Wirbeln mit ihren Fortsätzen und den Trägern bei den Männchen der übrigen Arten?

Fig. 60 und 61.



Xiphophorus strigatus (Regan) ♂ vor der Gonopodiumausbildung und der Trägerumbildung. *Gon.* Gonapophyse; *R.* Rippe; *Sc.* Skeletstab; *Tr.* Träger.

Fig. 62.

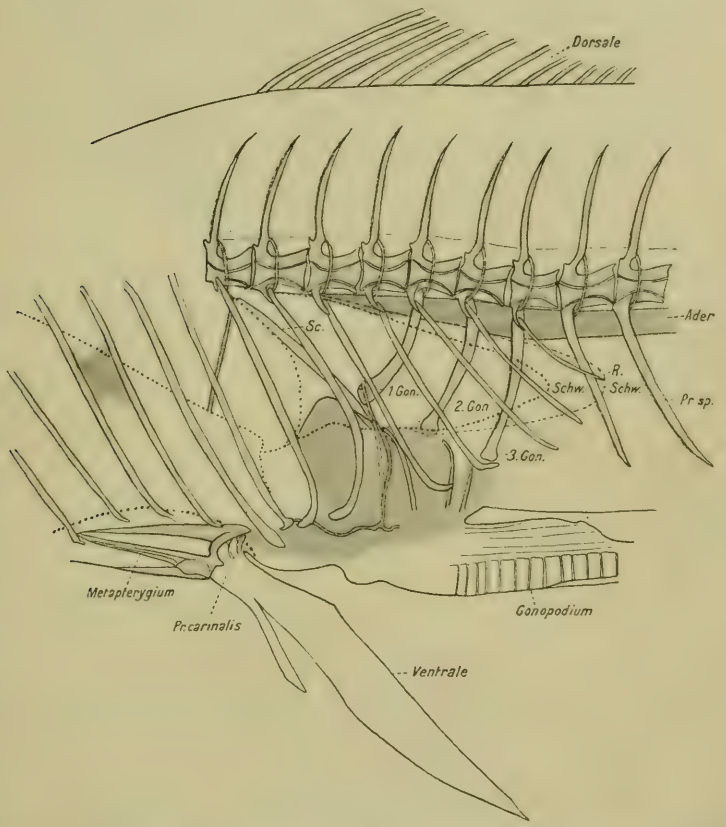


Xiphophorus strigatus, 107 Tage alt. *Pa.* Parapophyse; *Sc.* Skeletstab der Schwimmblase.

Ein junges Männchen von *Xiphophorus strigatus*, noch ohne jede äußere Andeutung eines Gonopodiums (Fig. 60), wies noch zwei normale schwache Hämapophysen im Bereich des Rumpfes am 15. bis 16. Wirbel auf, die regelrechte Parapophysen mit Rippen trugen. Zwischen die ersten drei Hämapophysen schoben sich je zwei Träger ein. Fünf lagen noch rostral, alle unverschmolzen und ohne die Seitenlamellen.

Ein älteres Tier gibt Fig. 61 wieder, an das sich ein Exemplar (Fig. 62) anschließt, bei dem das Gonopodium auf dem Stadium II steht und die Rippen sich verlängert haben. Die Parapophyse ist an der Hämapophyse hinaufgerückt, die sich gekräftigt hat und eine schwache Durchbiegung zeigt. Der erste Subvertebralfortsatz besitzt ein knopfförmiges Ende.

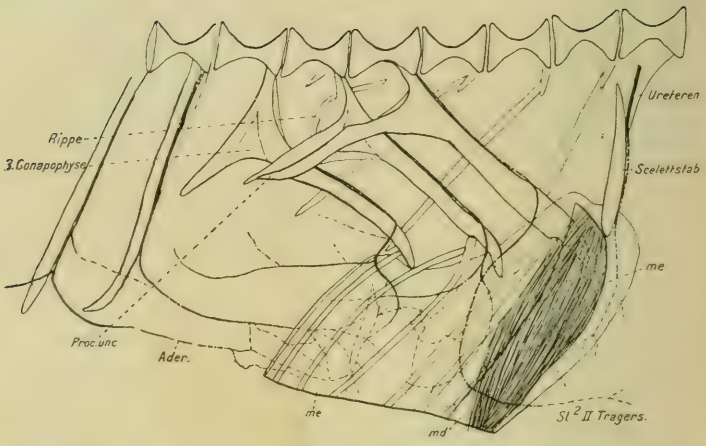
Fig. 63.



Xiphophorus strigatus (Regan) ♂ erwachsen. *Gon.* Gonapophysen; *Pr.sp.* Processus spinosus; *Sc.* Skeletstab der (*Schw.*) Schwimmblase.

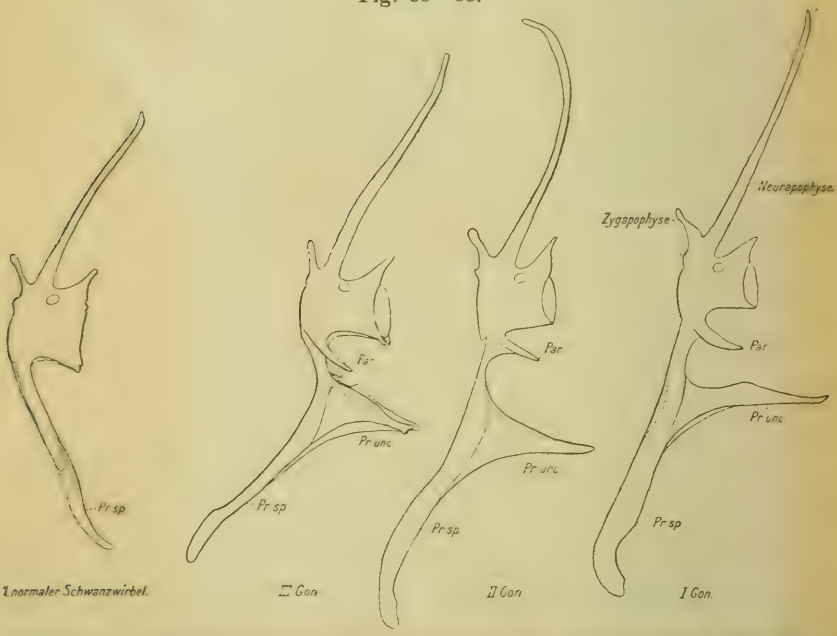
Bei einem erwachsenen Männchen (Fig. 63) hat sich auch noch die nächste normale Hämapophyse modifiziert. Sie sind alle drei bedeutend stärker und nach vorn zu immer kürzer als die übrigen Hämapophysen geworden. Die dritte Hämapophyse hat ebenfalls eine Rippen tragende Parapophyse erhalten. Alle drei zeigen eine noch ausgesprochenere rostrale Durchbiegung.

Fig. 64.



Belonesox belizanus (Kner) ♂. Die rostral gelegenen Adern ziehen über die caudalen hin und alle Gefäße legen sich über die Muskulatur. *md* Musculi depressores; *me* M. erectores.

Fig. 65—68.

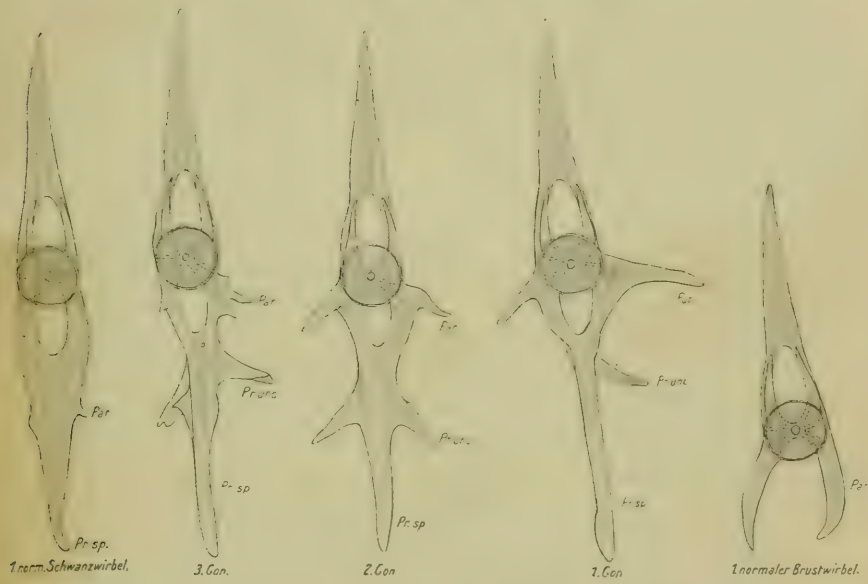


Seitenansicht der Wirbel (Gonapophysen) von *Belonesox belizanus* (Kner) ♂. *Par.* Parapophyse; *Pr.sp.* Processus spinosus; *Pr.unc.* Pr. uncinatoïdeus.

Ein Vergleich zwischen dem Ausgangs- und Endstadium lehrt, daß das rostrale Wachstum der Hämapophysen ein Zusammenschieben und damit ein Verschmelzen der vorliegenden Träger und eine Wanderung des Gonopodiums bedingt, vielleicht als Gegenwirkung zu dem von den Trägern ausgeübten Druck.

Philippi hat — wie schon erwähnt — diese rostral durchgebogenen, modifizierten Hämapophysen Gonapophysen genannt und ihrer Umbildung bei *Glaridichthys januarius* Erwähnung getan. Er

Fig. 69—73.



Vorderansicht der Wirbel (Gonapophysen) von *Belonesox belizanus* (Kner) ♂. *Par.* Parapophyse; *Pr.sp.* Processus spinosus; *Pr.unc.* Pr. uncinatoideus.

schreibt ganz richtig über ihre Funktion: »Sie dienen zur Verankerung der mächtigen, um die Flossenträger des Gonopodiums herumsitzenden, seine Bewegungen regierenden Muskulatur.« Wenn das Gonopodium nach vorn bewegt wird, so drücken die Träger caudal nach innen, und diese Bewegung pflanzt sich wieder auf die Gonapophysen fort, die dabei caudalwärts aufgerichtet werden. Eine weitere, besonders wichtige Bedeutung kommt ihnen auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete zu, wie das obige Beispiel erkennen läßt, da auf ihre Ausbildung die Verschiebung des Gonopodiums zurückgeht. Je nach dem Grade der Durchbiegung der Gonapophysen wird dadurch eine Wanderung der Flosse bedingt sein, wo-

bei der proximale Teil der Träger als der benachbarte dem distalen gegenüber mehr rostral zu liegen kommen muß. Diese Hypothese stützen die Befunde an den der zweiten Gruppe angehörigen Formen: *Belonesox belizanus*, *Gambusia Holbrookii*, *Platypoecilus maculatus*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* und *Poecilia amazonica*. Ob die Lagerung der Innenradien bei der ersten und zweiten Gruppe noch auf andere Faktoren zurückgeht, wird bei der Besprechung ihres Skeletes zu erörtern sein.

Anableps anableps, der zweiten Gruppe angehörig, kann übergangen werden, da keine Wanderung des Gonopodiums statthat.

Belonesox belizanus (Fig. 64—73) verfügt über drei Gonapophysen, die rostralwärts länger werden und in einem Winkel von 45° zur Wirbelsäule kopfwärts ziehen. Sie sind, wie bei allen viviparen Cyprinodontiden, nach der Wirbelsäule das stärkste Skeletstück des Rumpfes. An ihren distalen Enden sind sie schwach rückwärts gebogen und schaffen so eine Gleitfläche für die Träger, die ihrerseits wieder an die Gonapophysen ausgezeichnet angepaßt sind. Der II. Träger nimmt mit seiner caudalwärts umbiegenden, verbreiterten und verlängerten Seitenlamelle Sl_2 die Gonapophyse scherenartig zwischen sich und verhindert so ein seitliches Ausgleiten des II. und III. Innenradius. Dieser läuft in eine caudal und dorsal verlängerte Zunge aus, die von den Seitenlamellen Sl_2 gebildet wird. In ihrer Mitte springt auf der Vorderseite das proximale Tragstück kielartig hervor (auf der Figur mit *pe* und *pl* bezeichnet). Diese Zunge gleitet in der schalen- oder rinnenförmigen Vertiefung der Rückseite des ersten Gonapophysenendes (Fig. 74, 75, 35).

Von den übrigen Zahnkarpfen besitzen dieselbe eigenartige Eingelenkung des Trägerkomplexes an den Gonapophysen *Poecilia vivipara*, *Gambusia Holbrookii*, *Cnesterodon denticulatus*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* und *Poecilia latipinna*.

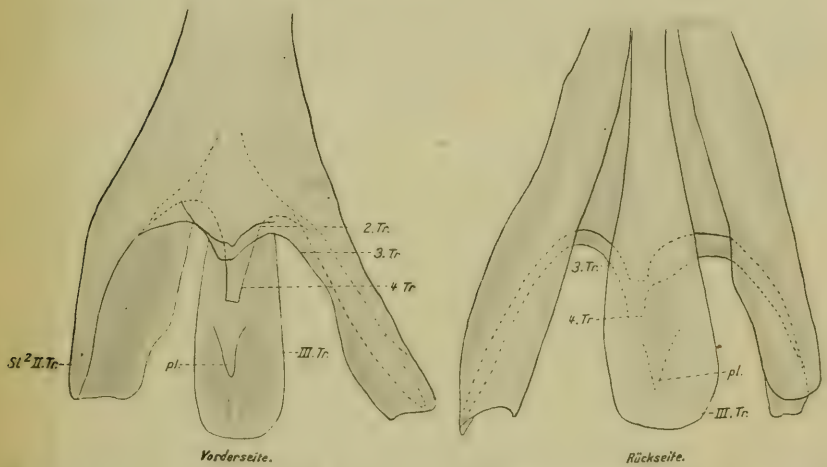
Zwischen dem IV. Träger und der zweiten Hämapophyse ist eine ähnliche Articulation angebahnt.

Weiter proximal weisen die Gonapophysen je zwei paarige Processus auf, die caudal-ventralwärts verstreichen und nach dem Schwanzende zu an den Hämapophysen hinaufrücken. Beide verlieren in der genannten Reihenfolge an Mächtigkeit. Die distalen setzen sich bis auf die vierte Hämapophyse fort, die damit und in ihrem umgebogenen Ende des Processus spinosus einen Übergang zwischen den normalen Schwanzhämapophysen und den Gonapophysen schafft. Die distalen Processus übertreffen an Länge und Stärke die proxi-

malen. Erstere umklammern die folgenden Gonapophysen, also der erste Processus die beiden folgenden Subvertebralfortsätze, der zweite die dritte Gonapophyse, und der dritte endet frei.

Philippi nennt die Auswüchse Processus uncinatoïdei und schreibt: »Sind diese eigenartigen Subvertebralfortsätze (die umgewandelten Hämapophysen) an sich schon stark und kräftig ausgebildet, so wird ihre Druck- und Zugfestigkeit noch bedeutend vermehrt durch eine Einrichtung, die funktionell stark an die Processus uncinati der Vögel erinnert, welche bekanntlich den auf die Rippen

Fig. 74 und 75.



Proximales Ende des II. und III. Trägers von *Belonesox belizanus* ♂. Fig. 74 Vorderseite. Fig. 75. Rückseite. *pl.* Vorsprung, der in der ausgehöhlten Gonapophyse gleitet; *Tr.* Träger; *St*² seitliche knöcherne Verbreiterung des Trägers.

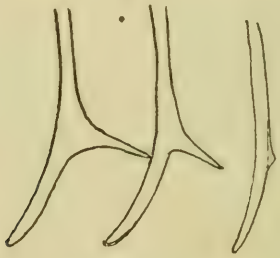
ausgeübten Druck auf alle folgenden verteilen. Es treten nämlich dicht vor der Vereinigung der beiden Bogenhälften miteinander die von Garman erwähnten lateral process auf.« Indessen weiß Philippi noch nicht, daß zwei Arten von lateral process an den Gonapophysen auftreten können, und, da er dem Seitenfortsatz bei *Glaridichthys januarius* eine ganz falsche Lage gibt, die gerade der anderen Art, den distalen Auswüchsen, zukommt, so hat er für die proximalen einen durchaus unzutreffenden Namen geprägt. Ich möchte aber diese Bezeichnung für die distalen Fortsätze erhalten wissen, da sie hier ihre Berechtigung hat. Diesen Processus kommt freilich noch die viel wichtigere und ursprünglichere Funktion der Rippen zu, nämlich der Schutz der Schwimmblase, die sich über die Gonapo-

physen hinzieht. Dies zeigt sich darin, daß auch die dritte Gonapophyse divergierende Processus uncinatoïdei hat, die sich an kein Skeletstück anlehnen, was doch sonst keinen Sinn hätte. Ebenso lassen sich dann bisweilen schalenförmige Verbreiterungen der Auswüchse leicht erklären.

Processus uncinatoïdei finden sich noch bei folgenden Formen: *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, *Cnesterodon denticulatus* und bisweilen bei *Gambusia Holbrookii*.

Die proximalen Processus sind, nach ihrer Lage zu urteilen, weiter ventral rückende Parapophysen. Sie bestehen an der dritten Gonapophyse auf der linken Seite aus zwei Auswüchsen und zeigen so, wie eine Teilung stattfinden kann, die bei lokaler Trennung vielleicht zu der Entstehung der Processus uncinatoïdei geführt hat,

Fig. 76.



Gonapophysen eines *Belonesox belizanus* ♂, zur Zeit, da das Gonopodium das Stadium I erreicht hatte.

zumal diese oft mit Parapophysen im Zusamenhang stehen und in ihrer caudalen Richtung und ihrer Funktion den Parapophysen gleichen. Nur die erste Parapophyse trägt eine Rippe. Somit umfaßt sie im Gegensatz zu den Processus uncinatoïdei und spinosi die Schwimmblase von außen. PHILIPPI hat zwar homologe Fortsätze bei *Glaridichthys* beschrieben, aber seine Schilderung[1] muß als unzutreffend bezeichnet werden. Vor den Gonapophysen sind im allgemeinen bei den Männchen keine Wirbel mit Hämalfortsätzen zu finden.

Bei einem Exemplar (Fig. 76), dessen Gonopodiumausbildung

[1] »Es treten paarige Fortsätze auf, die caudal- und ein wenig lateral- und ventralwärts ziehen, mindestens so weit, daß sie mit ihren Spitzen der Ursprungsstelle der entsprechenden Gebilde des nächstfolgenden Wirbels aufliegen.«

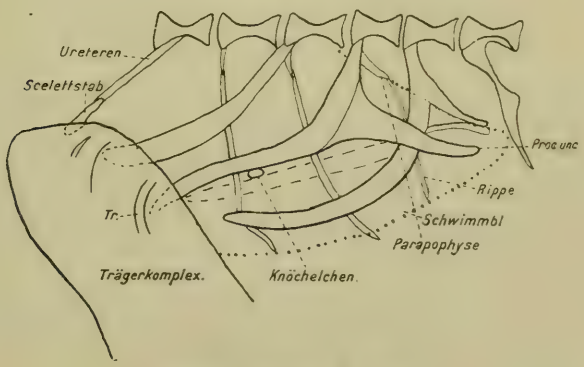
eben erst begonnen hatte, waren die Gonapophysen noch nicht schief gelagert und eine rostrale Durchbiegung und Verlängerung hatte eben erst begonnen. Von den Processus uncinatoïdei erreichte der erste die zweite Gonapophyse, der zweite nur die reichliche Hälfte des Zwischenraums und am dritten Wirbel hatte seine Ausbildung eben erst eingesetzt. Die proximalen Processus waren überhaupt noch nicht ausgebildet. Es kommt also den Processus uncinatoïdei jenen gegenüber in der Entwicklung des Einzeltieres die Priorität zu.

Solche proximalen Processus treten bei folgenden Cyprinodontiden auf: *Petalosoma cultratum*, *Poecilia amazonica, heteristia, latipinna*, *reticulata, vivipara*, *Gambusia Holbrookii*, *Platypoecilus maculatus*, *Xiphophorus strigatus*, *Cnesterodon denticulatus*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* und *Glaridichthys januarius*.

Zur Orientierung über die Gonapophysen und über die davor liegenden Rumpfwirbel wurde beistehende Tabelle eingefügt, die eine Übersicht gibt und feststellt, daß nicht immer derselbe Wirbel, z. B. der 14. bis 16., sondern auch der 15. bis 17. oder 16. bis 18. bei *Xiphophorus Helleri*, modifiziert sein kann. Ob diese Erscheinung auf einer Reduction von Wirbeln am Wirbelsäulenende oder tatsächlich auf einer Verschiebung der Gonapophysen beruht, wurde nicht nachgeprüft. (Siehe Tabelle S. 254.)

Gambusia Holbrookii hat auch drei Gonapophysen, die sich in der Richtung zur Wirbelsäule *Belonesox belizanus* anschließen und

Fig. 77.



Gambusia Holbrookii ♂. (Links.)

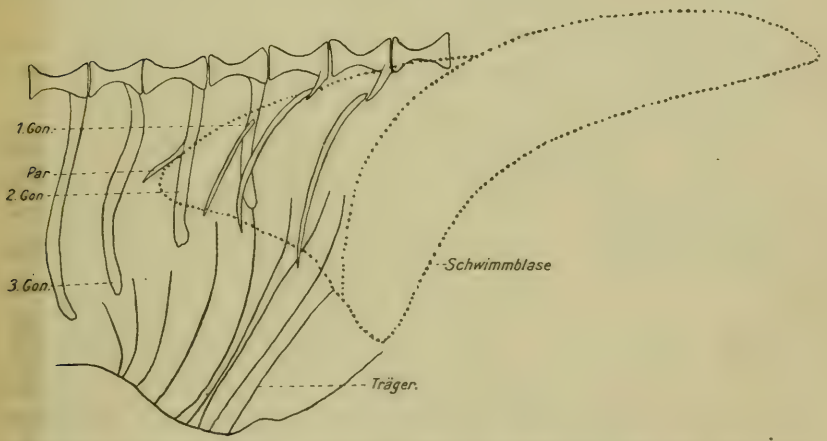
in der Figur 77 noch nicht völlig durchgebogen sind. (Die punktierte Linie gibt den endgültigen Verlauf bei der dritten Gonapo-

Name	Zahl der regulären Hämapophysen zu den Übergangshämapophysen, zu den Gonapophysen ohne Rippe, zu denen mit Rippe, zu den Rumpfwirbeln nur mit Hämalkanal, zu den typischen Rumpfwirbeln des ♂ ♂	Zahl der regulären Hämapophysen zu den Gonapophysen ohne und mit Rippe, zu den Rumpfwirbeln mit Hämalkanal und ohne solchen ♀
Belonesox belizanus	18 : 1 : I : 2 : 0 : 11 = 33 x_1 19 : 0 : III : 0 : 0 : 11 = 33	20 : 1 : 0 : 0 : 13 = 34
Gambusia Holbrookii	16 : 1 : I : 2 : 0 : 11 = 31	18 : 1 : 1 : 0 : 12 = 32
Platypoecilus maculatus	10 : 0 : III : 1 : 0 : 12 = 26 (2 mal) 11 : 0 : III : 1 : 0 : 14 = 29 (1 mal)	13 : 0 : 1 : 1 : 12 = 27 12 : 1 : 1 : 1 : 13 = 28
Pseudoxiphophorus bimaculatus	15 : 0 : III : 1 : 0 : 11 = 30 x_{1-2} 16 : 0 : III : 0 : 0 : 12 = 31	15 und 4 : 0 : 0 : 0 : 13 = 32
Poecilia amazonica	14 : 0 : II : 1 : 11 = 28	16 : ? : ? : 0 : 12 = 28 17 : ? : ? : 0 : 12 = 29
Gulapinnus decem-maculatus	16 : 0 : 0 : 1 : 14 = 31 x_1 17 : 0 : 0 : 1 : 14 = 32	15 : 1 : 0 : 0 : 14 = 30
Glaridichthys januarius	13 : 2 : 0 : 3 : 12 = 30	17 : 1 : 1 : 0 : 12 = 31 16 : 1 : 1 : 1 : 11 = 30 16 : 1 : 1 : 1 : 12 = 31
Petalosoma cultratum	15 : 0 : I : 6 : 0 : 9 = 31	
Xiphophorus strigatus	13 : 0 : 0 : 3 : 12 = 28 x_1 14 : 0 : 0 : 2 : 0 : 12 = 28 x (vor x_1) 14 : 0 : 0 : 3 : ? : 11 = 28 x (vor x_1) 15 : 0 : 0 : 3 : 0 : 10 = 28 x (vor x_1) 13 : 0 : I : 2 : ? : 12 = 28 x (vor x_1) 14 : 0 : I : 2 : ? : 13 = 30 x (vor x_1) 15 : 0 : I : 2 : ? : 12 = 30	12 : 1 : 1 : 1 : 13 = 28 16 : 1 : 0 : 1 : 10 = 28 13 : 1 : 0 : ? : 15 = 29
Cnesterodon denticulatus	13 : 0 : II : 1 : 0 : 12 = 28	15 : 1 : 0 : 0 : 13 = 29
Poecilia reticulata	14 : 0 : 0 : 2 : 1 : 11 = 28 x_2 12 : 0 : II : 1 : 0 : 11 = 26	14 : 1 : 1 : 0 : 12 = 28 15 : 1 : 1 : 1 : 11 = 29
Poecilia latipinna	14 : 0 : I : 1 : 0 : 12 = 28 14 : 0 : 0 : 2 : 0 : 12 = 28 15 : 0 : II : 1 : 0 : 12 = 30 13 : 0 : II : 1 : 0 : 12 = 28	14 : 1 : 1 : 1 : 11 = 28 13 : 1 : 1 : 0 : 13 = 28 11 : 1 : 1 : 0 : 14 = 27 0 : 2
Jenynsia lineata	20 : 0 : 0 : 0 : 0 : 11 = 31	18 : 0 : 0 : 0 : 12 = 30

physe an.) Bei einem Tier nahm die erste Gonapophyse den III. Träger gabelartig zwischen sich. Die Innenradien IV und V setzten in einer Einbuchtung der zweiten Gonapophyse an oder bogen sich

um deren Spitze herum. Die erste Gonapophyse weist nur einen typischen Basalstumpf auf, der nicht hinaufgerückt ist und eine Rippe trägt. Bei der zweiten sind die Parapophysen weiter hinauf verschoben und haben ebenfalls Rippen abgegliedert. Bei einem Männchen war sie nur auf der linken Seite entwickelt. Noch mehr distal entspringt die Parapophyse an der dritten Gonapophyse, wo es zu keiner Rippenausbildung kommt. Freilich könnte man diese auch wieder als Processus uncinatoïdeus auffassen, da bei anderen Exemplaren die zweite Gonapophyse einen starken Processus uncinatoïdeus aufwies, der in einem Falle zu einem unpaaren Fortsatz verschmolzen war. Auf der zweiten Gonapophyse lag bei einem

Fig. 78.



Platypoecilus maculatus (Gthr.). Gonapophysen und Träger zur Zeit, da das Gonopodium fast völlig ausgebildet war.

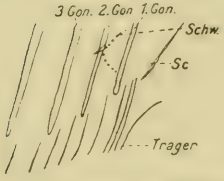
Tier ein kleines freies Knöchelchen. Auf die dritte Gonapophyse folgte noch eine modifizierte Hämapophyse.

Während bei einem Männchen, dessen Gonopodium auf dem Stadium I stand, die Modifikation der zweiten und dritten Gonapophyse begonnen hatte, ähnelte noch die erste! einer normalen Hämapophyse. Den Trägern fehlte die Seitenlamelle und die Gelenkfläche für die Gonapophysen.

Platypoecilus maculatus weist vier Gonapophysen auf, die nur wenig nach vorn gebogen erscheinen, also auf einem phylogenetisch älteren Zustande stehen geblieben sind. Rostralwärts nimmt die Größe ab. Figur 78 stammt von einem noch nicht völlig entwickelten Tier (Gonopodium Stadium III). Daher haben die Gonapophysen,

die später denen von *Xiphophorus Helleri* gleichen, noch nicht die endgültige Stärke erreicht. Ihre ersten beiden Subvertebralfortsätze sind an ihrem distalen Ende knopfförmig angeschwollen und weisen Parapophysen auf, von denen die erste allein Rippen trägt. Diese Tatsache und das Hinaufrücken der Parapophysen wird leicht aus der Gestalt der nach hinten sich erstreckenden Schwimmblase erklärlich. Soweit die Schwimmblase reicht, sind stets Parapophysen oder Processus uncinatoïdei oder beide zusammen entwickelt, und infolge der Kegelform der Schwimmblase müssen diese Fortsätze immer höher an den Hämapophysen und Processus spinosi emporsteigen. An der letzten Parapophyse kommt es nicht mehr zur Abgliederung einer Rippe, da sie allein das kurze Ende der Schwimmblase völlig zu decken vermag. Außerdem erklärt sich so, daß niemals an der letzten Gonapophyse Processus uncinatoïdei und Parapophysen zugleich erscheinen, da sie einander ersetzen. Sind beide bei einer Form vorhanden, so reichen die Processus uncinatoïdei am weitesten nach hinten, weil sie sowieso distaler liegen als die Parapophysen. Umgedreht findet sich eher ein Schwinden der Processus uncinatoïdei als der Parapophysen an der ersten Gonapophyse. Formen allein mit Processus uncinatoïdei fehlen, da die Parapophysen jedenfalls das phylogenetisch ältere Stadium darstellen. Dagegen weist die Mehrzahl der Arten nur Parapophysen auf. Von den Gonapophysen zeigte bei *Platypoecilus maculatus* der nächste Wirbel noch einen Hämalkanal.

Fig. 79.



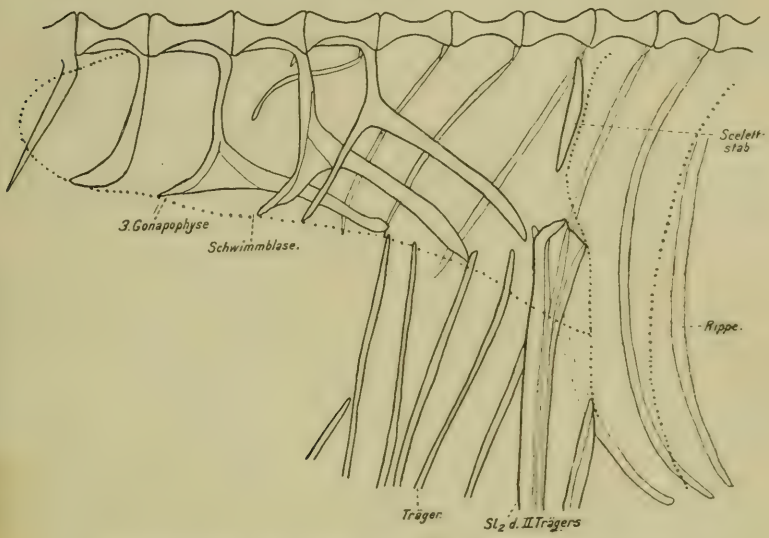
Platypoecilus maculatus (Gthr.) ♂. Gonapophysen und Träger zur Zeit, als das Gonopodium Stadium I erreicht hatte.

Die Seitenlamelle des II. Trägers nimmt die erste Gonapophyse zwischen sich, und der III. Träger ist noch mehr verlängert. Dennoch kommt es nicht zu einer so ausgesprochen gelenkartigen Umbildung wie bei *Belonesox*. An *Platypoecilus* schließen sich hierin *Xiphophorus strigatus*, *Glaridichthys januarius* und *Poecilia reticulata* an (Fig. 1, 40). Sodann ist bei *Platypoecilus maculatus* wie bei *Xiphophorus Helleri* für die Träger auf dem knopfförmigen Ende eine Rinne vorgesehen.

Figur 79 bringt eine Skizze von einem jungen Tier, dessen Gonopodium auf dem Stadium II stand. Die Gonapophysen gleichen noch völlig den Hämapophysen, nur daß die zweite Gonapophyse eine Parapophyse entwickelt hat, und die erste eine mit Rippen aufweist.

Pseudoxiphophorus bimaculatus (Fig. 80) besitzt vier typische Gonapophysen, die in ihrer Richtung zur Wirbelsäule die Mitte

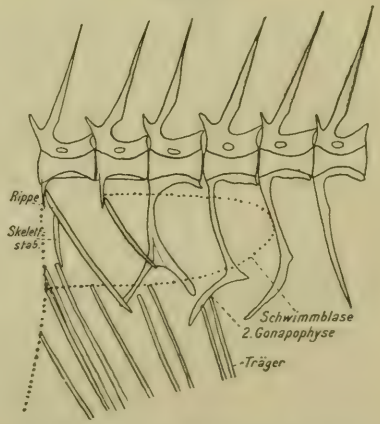
Fig. 80.



Pseudoxiphophorus bimaculatus (Gthr.) ♂. Sl_2 seitliche Verbreiterung.

zwischen *Platypoecilus* und *Belonesox* halten. Zunächst stellen sich ihre Hämalbögen, wie immer, senkrecht zur Längsachse und erst weit distalwärts biegt der Processus spinosus rostralwärts ab. Daher fehlt der vierten Gonapophyse, die sich auch nicht mehr an der Unterstützung des Gonopodiums beteiligt, der Processus spinosus, und das ganze Gebilde ist nur noch ein vergrößerter Hämalkanal, dessen Bögen sich distalwärts verbreitern und caudal umbiegen, dem Zuge der Schwimmblase folgend. Die Processus uncinatoïdei nehmen an Länge von hinten nach vorn zu, werden aber steiler, so daß nicht mehr wie bisher die folgenden, sondern nur die

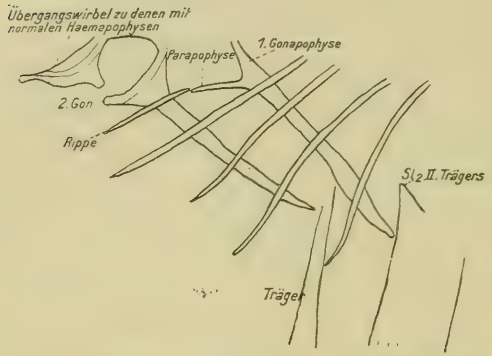
Fig. 81.



Pseudoxiphophorus bimaculatus ♂. (51 Tage alt, das Gonopodium zwischen Stadium I und II.)

nächste Gonapophyse überdeckt wird. Der erste Processus uncinatoïdeus stellt einen schmalen Stab dar, während die folgenden in normaler Weise durch eine breite Knochenwand den mit der Gonapophyse gebildeten Winkel mehr oder weniger ausfüllen. An den ersten beiden Gonapophysen finden sich kleine Parapophysen, von denen die vorderste eine Rippe aufweist.

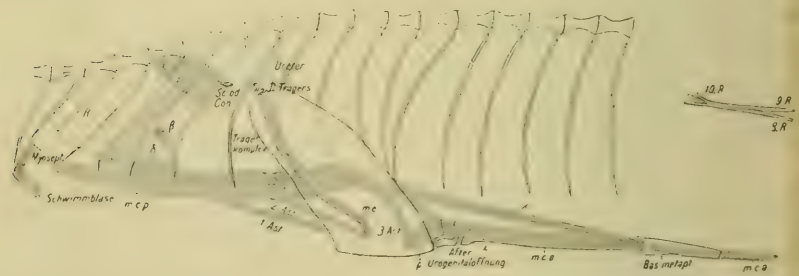
Fig. 82.



Poecilia amazonica (Garman) ♂. Sl_2 seitliche Verbreiterung.

Figur 81 gibt das Skelet der Übergangsregion zwischen Rumpf und Schwanz eines 51 Tage alten Tieres mit beginnender Gonopodiumentwicklung wieder. Die Differenzierung der Gonapophysen erfolgt mit wenigen Ausnahmen in caudaler Richtung. Zu einem deutlichen Processus uncinatoïdeus hat es nur die erste Gonapophyse gebracht, während er

Fig. 83.



Gulapinnus decem-maculatus ♂. $\beta\,\gamma\,\delta$ Intercostalmuskulatur; *Gon.* Gonapophyse; *m.c.a.* (*p*) Musculus carinalis anterior (posterior); *me.* Musc. erector; χ Gewebeband für Sc. oder Gon.; ϱ Muskulatur der Urogenitalöffnung; *R.* Rippe; *Sc.* Skeletstab; Sl_2 seitliche Verbreiterung; $\varkappa$ Muskulatur längs der verlängerten Rippe; ε. Muskulatur zwischen Afteröffnung und Trägerkomplex.

der dritten noch völlig fehlt. Eine Parapophyse konnte ich nicht erkennen. Ferner gleicht die vierte Gonapophyse durchaus noch einer normalen Hämapophyse.

Poecilia amazonica (Fig. 82) hat drei Gonapophysen. Nur die erste Gonapophyse besitzt an ihrem Ende ein großes Foramen und

eine Rippe an der hier schon sehr hochgerückten Parapophyse, die den nächsten Subvertebralfortsatz nicht mehr erreicht. An der zweiten Gonapophyse bleiben die Parapophysen durch eine Knochenwand in ununterbrochenem Zusammenhang mit der Gonapophyse. Am nächsten Subvertebralfortsatz sind die Parapophysen an dem Processus spinosus, der sich wagerecht nach hinten umbiegt, nur eben angedeutet.

Bei *Gulapinnus decem-maculatus* (Fig. 83) sucht man vergebens nach Gonapophysen, worauf schon Garman und Philippi hingewiesen haben. Philippi fand in den Rippen dann die Elemente wieder, welche den Dienst der Gonapophysen übernommen haben. Im allgemeinen halten diese eine caudale Richtung ein; bei *Gulapinnus decem-maculatus* aber weisen alle Rippen außer den zwei ersten eine rostrale Biegung auf, die auf der rechten Seite! (einseitige Beweglichkeit des Gonopodiums) zu einer Verlängerung der 8. bis 10., auf der linken der 8. bis 11. Rippe nach vorn geführt hat. Dabei legen sich diese Verlängerungen so nahe aneinander, daß sie von der Seite als ein einziger starker Stab erscheinen. Die achte bis neunte Rippe bilden in der Hauptsache diesen, einem Sternum in Lage und Bau nicht unähnlichen Fortsatz. Die zehnte und eventuell elfte sind nur mit ihm verschmolzen. Eine größere Widerstandsfähigkeit wird erreicht, indem die Rippen noch nach innen verbreitert sind. Die Verlängerung endet an der Ventrale vor der letzten Rippe. Ein unerwachsenes Männchen gleicht dem Weibchen in seinem Skelet. Erst postembryonal mit beginnender Gonopodiumausbildung erfolgt eine auffallende Kräftigung der zweiten bis sechsten Rippe, die Verbreiterung nach innen an der achten bis zehnten und die rostrale Verlängerung. Damit ist zugleich die Beziehung zwischen Gonapophyse und Rippe gegeben, sowie die Lage der Träger im Körper erklärlich. Dadurch, daß die Rippen die distalen Enden der Träger und damit das Gonopodium kopfwärts zogen, wurde die Lage der Innenradien bedingt. Zu gleicher Zeit wird verständlich, daß hier die Wanderung des Gonopodiums eine noch größere als bei den übrigen Formen sein konnte, da dem durch die Gonapophysen bedingten Vorrücken des Anale schneller ein Ziel gesetzt ist als der Wanderung, die durch die Rippen verursacht wird.

Wie konnte eine solche Art in derselben Familie entstehen, bei der das Vorwärtsgleiten des Copulationsorgans durch einen ganz anderen Faktor erreicht ist?

Ich nehme an, daß *Gulapinnus decem-maculatus* gleichfalls

einst Gonapophysen besessen hat, und daß bei ihrer Durchbiegung nicht nur eine Wanderung des Gonopodiums eintrat, sondern auch die Rippen von der Bewegung ergriffen wurden, die ja ihrer Lage nach in den Dienst der Afterflosse treten müssen. Schließlich übernahmen sie völlig die Funktion der Gonapophysen, die dann zurückgebildet wurden.

An einem Tiere, dessen Gonopodium sich eben verlängerte, fanden sich zwar keine Gonapophysen, aber zwischen Schwanz- und Rumpfregion lag ein Wirbel nur mit Hämalkanal, den ich als ein Rudiment einer ehemaligen Gonapophyse deuten möchte. Auch Philippi gibt diesen Übergangswirbel an. Dazu kommt, daß dieser Autor 2 (3) Fälle beschreibt, wo am hinteren, präcaudalen Wirbel ebenfalls ein Hämalkanal bestand, an dem ein rostral gebogener Knochenstrahl ansetzte. Bei dem von mir untersuchten erwachsenen Tier fand sich in der Region und Lage, wo man die Hämapophysen zu suchen hätte, ein breites Gewebeband, in dem ein Knöchelchen eingebettet war, das völlig einer Gonapophysenspitze entsprach. Auch eine Deutung als Skeletstab der Schwimmblase, über den später zu sprechen sein wird, schließt in sich das phylogenetische Auftreten von Gonapophysen ein. Ein Indizienbeweis für diese Hypothese ist, daß sich Formen finden, die zugleich Gonapophyse und Rippe im Dienste des Gonopodiums in der geforderten Weise mehr oder weniger umgebildet haben.

Natürlich äußert sich dieses Verhalten auch im Bau der Träger. So erklärt es sich, daß deutlich trennende Nähte an dem II. Träger vorhanden sind, und daß die proximalen Enden ebenso wie bei *Anableps anableps* nicht in einen Klammerapparat auslaufen.

Glaridichthys januarius (Fig. 84, 85) steht als vermittelnde Form *Gulapinnus decem-maculatus* am nächsten. Bei ihm finden sich drei typische Gonapophysen und zwei modifizierte Hämapophysen, bisweilen auch vier typische Subvertebralfortsätze und eine modifizierte Hämapophyse. Die Gonapophysen liegen zunächst im Winkel von 90° zur Längsachse wie bei *Pseudoxiphophorus bimaculatus*. Dann biegen sie scharf mit ihren Processus spinosi nach vorn ab. Mit ihrem distalen Ende legt die erste Gonapophyse sich fußförmig an die Träger, so eine Art von Gleitfläche für den III. Innenradius schaffend. Parapophysen, die caudalwärts an Länge zunehmen, besitzen alle drei oder vier Gonapophysen, deren Aufsteigen an den Gonapophysen durch die Figuren 84—85, die zugleich die Variabilität der Subvertebralfortsätze wiedergeben sollen, veranschaulicht

wird. Die Parapophysen der ersten drei Gonapophysen tragen allein Rippen[1]. Sie können auch an der dritten nur auf einer Seite ausgebildet sein oder ganz fehlen. Dann vermögen die Parapophysen die Schwimmblase schalenförmig zu umhüllen. Dieselbe schalenförmige Gestalt haben die modifizierten Hämapophysen, die nur dem Schutze der Schwimmblase dienen und keine Beziehung mehr zum Trägerkomplex haben. Sie lassen deutlich die Doppelnatur der caudal gebogenen Processus spinosi erkennen. Die Rippen, außer der letzten, werden wie bei *Gulapinnus decem-maculatus* kräftiger. Die sechste und siebente ist am Ende ein wenig vorgebogen. Eine stärkere rostrale Verlängerung und Umbiegung ist wieder an der

Fig. 84 und 85.

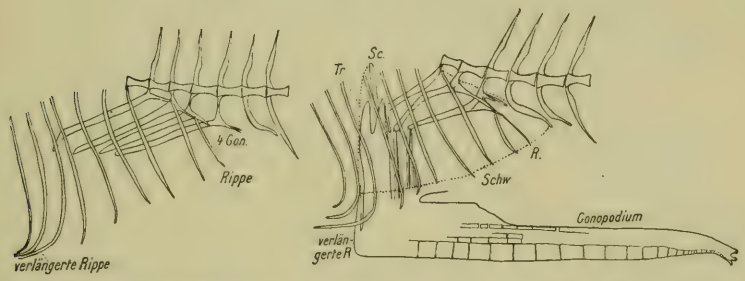


Fig. 84. *Glaridichthys januarius* var. *reticulatus* ♂. Fig. 85. *Glaridichthys januarius* (Phil.) ♂
R. Rippe; *Sc.* Skeletstab der (*Sch*) Schwimmblase; *Tr.* Träger.

siebenten bis neunten Rippe (Fig. 84), der achten bis zehnten (Fig. 85), der achten bis elften oder der achten bis zwölften zu finden. Den Hauptteil an der Umbildung tragen wieder die achte und neunte Rippe. Danach wird die Wanderung des Gonopodiums durch das Vorrücken der Gonapophysen und dann durch das Weiterwachsen namentlich der normalen achten und neunten Rippe veranlaßt.

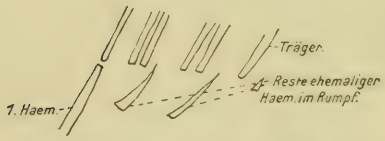
Je nach dem Grade der Durchbiegung von Rippen und Gonapophysen wird die Lage der Träger zum Körper bei der dritten und ersten Gruppe bedingt sein.

Bei *Glaridichthys januarius* erfolgt sie tatsächlich postembryonal nach der schon begonnenen Durchbiegung der Hämapophysen. Hier läßt sich die Frage über die Priorität der Rippen und Gonapophysen leicht entscheiden. Bei einem sich eben entwickelnden Männchen sind erst die Hämapophysen da, und später treten an ihnen die

[1] Philippi läßt in seiner Skizze fälschlicherweise die Rippen über die Processus uncinatoïdei (Parapophysen) hinwegziehen und an der Wirbelsäule ansetzen (1908, S. 59).

Parapophysen auf und damit natürlich auch ihre Rippen. Vielleicht kann man daraus schließen, daß der Schwanzwirbel das Primäre ist, und dann die Rumpfwirbel entstanden sind; denn hier haben wir ein Ausdehnen der Leibeshöhle caudalwärts vor uns. Es ist dies eine Frage, von der Bütschli (1910, S. 200) schreibt: »Es dürfte vorerst noch nicht genügend aufgeklärt erscheinen, welcher Zustand des Achsenskelettes, der der Schwanz- oder der Rumpfregion, eigentlich als der ursprünglichere anzusehen ist.« So ließe sich auch das Auftreten der Gonapophysen der Weibchen und namentlich die Bildung des Hämalkanals[1] im Rumpfe bei ihnen als Anklänge an den ursprünglichen Zustand erklären. Andere haben die gegenteilige Ansicht, eine Ableitung der Schwanzwirbel aus den Rumpfwirbeln, vertreten, die jedenfalls für die Cyprinodontiden nicht zutrifft. Danach würden dann die Männchen der viviparen Zahnkarpfen in dem Besitz von Gonapophysen den ursprünglicheren Zustand gewahrt haben, da mit dem Auftreten der Viviparität die Träger des Gonopodiums an ihnen einen Halt fanden und so deren Rückbildung entgegenwirkten. Bloß bei *Gulapinnus decem-maculatus* kam sekundär der Schwund der Gonapophysen zustande. Als ich zur Nachprüfung die Präparate durchsah, fiel mir ein ausgewachsenes Weibchen von *Glaridichthys januarius* var. *reticulatus* in die Hände, das für die Richtigkeit meiner Schlußfolgerungen den Beweis lieferte. Es befanden sich vor dem achten, sechsten und fünften Trägerende untrügliche Reste ehemaliger Subvertebralfortsätze (Fig. 86).

Fig. 86.



Glaridichthys januarius var. *reticulatus* (Phil.) ♀.

Bei *Glaridichthys januarius* zählte ich beim Weibchen dreimal 18 normale Schwanzwirbel zu 13 Wirbeln mit Rippen, zweimal 17 zu 13 und einmal 17 zu 14. Damit komme ich auf die weitere Eigentümlichkeit zu sprechen, daß die Zahl der Wirbel nicht wie bei *Anableps anableps* zwischen Männchen und Weibchen verschieden sein kann, sondern daß sie überhaupt ohne Rücksicht aufs Geschlecht schwankt. Folgende Tabelle gibt die Anzahl der bei den einzelnen Arten gefundenen Schwanzwirbel ohne Rippen und Wirbel mit Rippen wieder. Die Halswirbel sind nicht mitgezählt, da es nach Regan

[1] Dieselbe Erklärung würde auch für die Hämalfortsätze von *Alosa alosa* usw. passen.

(Erste Zahl = Wirbel ohne Rippen, zweite Zahl = Wirbel mit Rippen, D. = Differenz.)

	♂	♀
Haplochilus Chaperi	D. 3 { 13 : 11 = 24 14 : 11 = 25 15 : 11 = 26 15 : 12 = 27	
Lebias Sophiae	D. 2 { 16 : 10 = 26 16 : 11 = 27 (2mal) 16 : 12 = 28 (2mal) 17 : 11 = 28	
Fundulus heteroclitus	15 : 11 = 26	19 : 11 = 30
Haplochilus sexfasciatus	16 : 11 = 27	
Cnesterodon denticulatus	15 : 13 = 28	15 : 13 = 28
Poecilia heteristia		16 : 12 = 28
- *amazonica*	D. 1 { 16 : 12 = 28 16 : 13 = 29	16 : 12 = 28 17 : 12 = 29 } D. 1
- *vivipara*	13 : 14 = 27	15 : 12 = 27
- *reticulata*	D. 2 { 14 : 12 = 26 14 : 14 = 28 15 : 13 = 28 x 13 : 15 = 28	15 : 13 = 28 16 : 13 = 29 } D. 1
- *latipinna*	D. 2 { 15 : 13 = 28 (Norm) 16 : 12 = 28 17 : 13 = 30	15 : 13 = 28 14 : 14 = 28 15 : 15 = 30 } D. 2
Xiphophorus strigatus	D. 2 { 13 : 15 = 28 14 : 14 = 28 15 : 13 = 28 15 : 15 = 30 18 : 11 = 29 16 : 13 = 29 16 : 14 = 30	14 : 14 = 28 13 : 16 = 29 13 : 15 = 28 } D. 1
Platypoecilus maculatus	D. 3 { 14 : 15 = 29 13 : 13 = 26 13 : 15 = 28	13 : 14 = 27 13 : 15 = 28 } D. 1
Glaridichthys januarius	D. 1 { 15 : 15 = 30 15 : 14 = 29	18 : 13 = 31 17 : 13 = 30 17 : 14 = 31 } D. 1
Pseudoxiphophorus bimaculatus	D. 1 { 18 : 12 = 30 ♀ 19 : 12 = 31	19 : 13 = 32
Gambusia Holbrookii	D. 1 { 18 : 13 = 31 19 : 13 = 32	19 : 13 = 32 15 : 13 = 28 } D. 4

	♂	♀
Petalosoma cultratum	16 : 15 = 31	
Gulapinnus decem-maculatus	D. 1 { 16 : 15 = 31 x_1 18 : 14 = 32	16 : 14 = 30
Belonesox belizanus	20 : 13 = 33 x_1 22 : 11 = 33	21 : 13 = 34
Anableps anableps	28 : 23! = 51	34 : 23! = 57
Jenynsia lineata	20 : 11 = 31	18 : 12 = 30

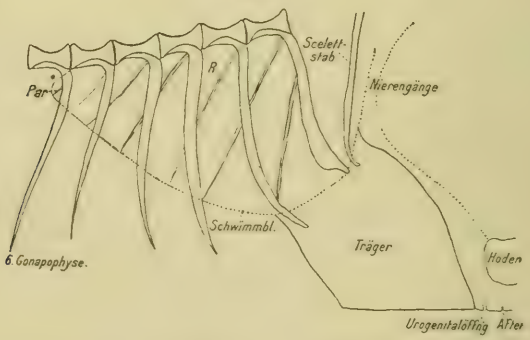
(1911) bei den Cyprinodontiden stets zwei sind, was sich auch für *Xiphophorus strigatus* bestätigte.

Nach dieser Tabelle kommt bei den viviparen Formen im Vergleich zu den oviparen eine deutliche Zunahme des Rumpfes auf Kosten des Schwanzes zum Ausdruck. Auffällig ist die geringe Wirbelzahl gegenüber anderen Fischen.

In dem Skeletbau gleicht *Glaridichthys januarius* var. *reticulatus* seiner Stammform.

Wie schon in seiner Gonopodiumausbildung, so weist *Petalo-*

Fig. 87.



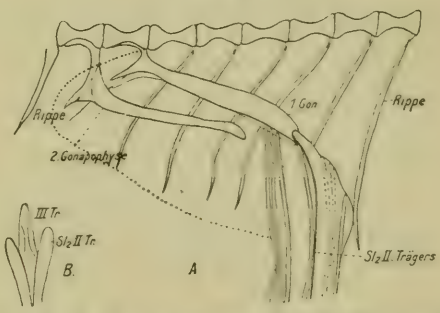
Petalosoma cultratum (Regan) ♂. *Par.* Parapophyse; *R.* Rippe.

soma cultratum (Fig. 87) auch im Bau seiner Gonapophysen das phylogenetisch älteste Stadium auf. Diese Art hat sieben Gonapophysen, von denen die letzte völlig einer regelrechten Hämapophyse gleicht, nur daß sie eine Parapophyse aufweist. Die vorhergehenden Subvertebralfortsätze sind mehr rostral durchgebogen und werden allmählich stärker, zugleich aber kürzer. An ihnen sitzen Parapophysen, die den normalen in ihrer Lage gleichen, und die alle Rippen

tragen. Von den auffällig langen Gonapophysen, die an ihrer Spitze flachgedrückt sind und weit über die Schwimmblase hinausragen, treten nur die ersten drei mit dem Trägerkomplex in Verbindung. Die allererste, auf die nochmals bei Besprechung des Skeletstabes der Schwimmblase zurückzukommen sein wird, ist bedeutend schmäler als die vorhergehenden, und an sie schmiegen sich die Nierengänge an. Die Rippen haben sich wieder verlängert, wenn auch nicht in dem Maße wie bei *Glaridichthys januarius*.

Poecilia vivipara (Fig. 88) besitzt zwei typische Gonapophysen, die stark rostral gebogen sind und ein intensives Zusammendrängen der Träger bedingen. An ihren Parapophysen befinden sich winzige Rippen, ein Zeichen, daß eine rostrale Verlängerung der Rippe nicht oder nur in geringem Maße stattgefunden hat. Rippen sieben und acht zeigten daher allein eine geringe Biegung nach dem Kopfe zu. Die erste Gonapophyse ist auffallend breit, lang und schalenförmig an ihrem distalen Ende für den typischen III. Träger ausgebildet und wird von den Seitenlamellen des II. Innenradius umklammert (Sperrgelenk!).

Fig. 88.

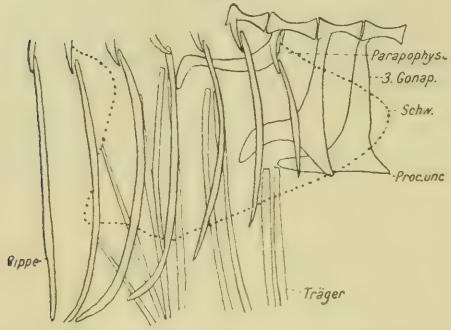


A und *B Poecilia vivipara* ♂. *B.* Proximales Ende des III. (*Tr.*) Trägers und der Seitenlamelle (*Sl₂*) vom II. Innenradius.

Xiphophorus strigatus (Fig. 63) schließt sich also eng an *Platypoecilus maculatus* an. Er hat stets drei wenig rostral gebogene und kopfwärts kleiner werdende Gonapophysen mit ziemlich proximal gelegenen Parapophysen, die stets Rippen tragen. Die distalen Enden der Gonapophysen gleichen denen von *Platypoecilus maculatus*. Die achte und neunte Rippe zeigen am Ende eine kurze, nach dem Kopfe zu gerichtete Umbiegung und Verbreiterung, den ersten Ansatz zu den umgebildeten Rippen, wie sie *Gulapinnus decem-maculatus* im ausgebildetsten Maße eigen sind. Die vierte und fünfte Rippe dagegen sind an ihrer Spitze schwach caudal gebogen. Garman ist schon die geringe Durchbiegung der Gonapophysen bei *Xiphophorus Helleri* aufgefallen (1895, S. 67): »The pecular subvertebral process of the male is the character, on which is based the separation of this genus from Mollienisia and Poecilia.«

Cnesterodon denticulatus hat drei Gonapophysen, deren eigentümliche Gestaltung und Entwicklung Fig. 89 bis 95 veranschaulichen. Sie besitzen zwei Processus uncinatoïdei an den letzten beiden Gonapophysen. Der erste Subvertebralfortsatz, an dem eine Parapophyse mit Rippe vorhanden ist, hat das Extrem in der rostralen Durchbiegung erreicht. Sein distales Ende ist ebenso wie bei *Glaridichthys januarius* in einen Gleitfuß umgebildet. Die letzten sechs Rippen beschreiben einen dem Kopfe zu offenen Bogen. Die vierte bis sechste sind mit ihrem Ende etwas verlagert und an der vierten und fünften für die ansetzende Muskulatur verdickt.

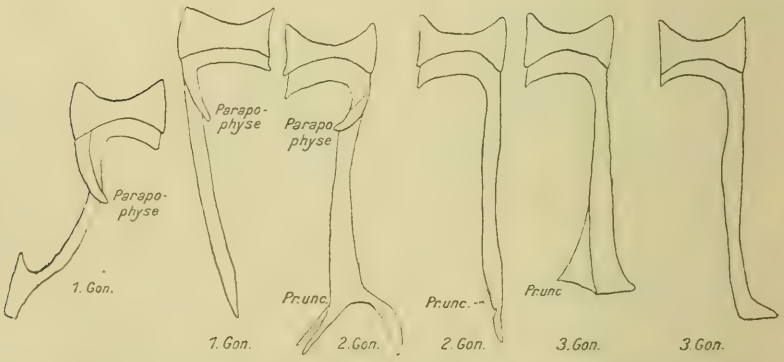
Fig. 89.



Cnesterodon denticulatus ♂. *Schw.* Schwimmblase.

Poecilia reticulata (Fig. 96) besitzt zwei typische gleichgroße

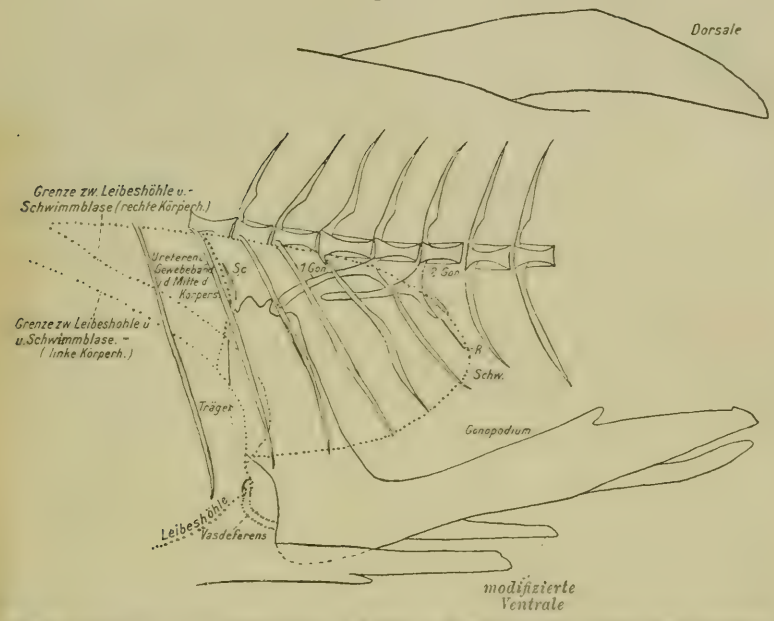
Fig. 90—95.



Entwicklungsstadien der (*Gon.*) Gonapophysen von *Cnesterodon* (?) *denticulatus* ♂. *Pr.unc.* Processus uncinatoïdeus.

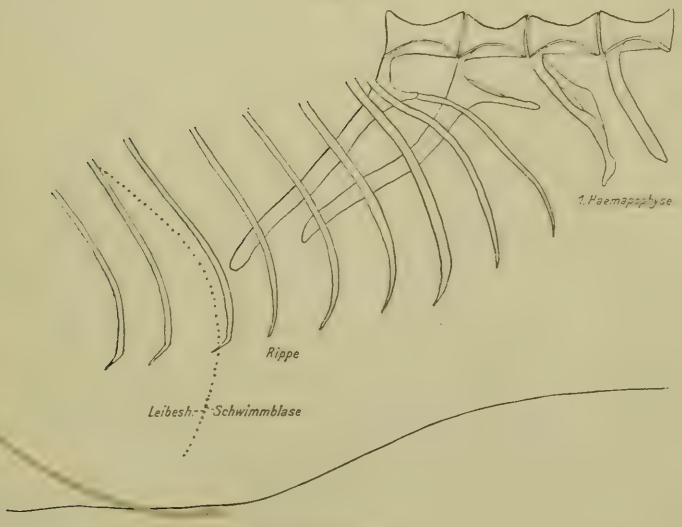
Gonapophysen, deren Parapophysen caudalwärts an Stärke gewinnen und Rippen tragen. An den ersteren kommt die Doppelnatur der Processus spinosi deutlich zum Ausdruck. Auch die folgende Hämapophyse ist modifiziert und gleicht einem verlängerten Hämalkanal. Eigentümlicherweise fand ich auch beim Männchen an dem Wirbel vor der ersten Gonapophyse einen Hämalkanal ausgebildet. Die

Fig. 96.



Poecilia reticulata ♂. *Gon.* Gonapophyse; *R.* Rippe; *Sc.* Skeletstab der (*Schw.*) Schwimmblase.

Fig. 97.

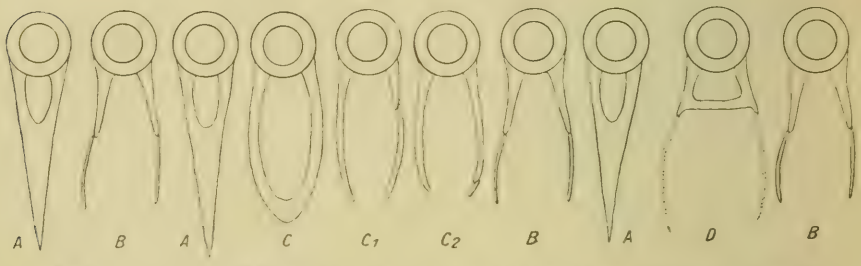


Poecilia latipinna ♂.

untersuchten Entwicklungsstadien von Gonapophysen ließen wieder deutlich die Priorität der Hämapophysen erkennen.

Poecilia latipinna (Fig. 97) hat zwei oder drei Gonapophysen, von denen die erste immer eine größere, die zweite meist eine winzige Rippe an ihrer Parapophyse trägt. Die erste Gonapophyse kann an ihrem distalen Ende den III. Träger gabelförmig umfassen oder ist am Vorderrande verdickt und läuft am Hinterrande in eine schwache Knochenlamelle aus. In die von ihr und der Verbreiterung gebildete Furche legen sich die Trägerenden. Sind nur zwei Gonapophysen da, so zeigt die folgende Hämapophyse die in der

Fig. 98—107.



Die Wirbel aus der Übergangsregion von Rumpf und Schwanz. Schematisch. Fig. 98 u. 99. *Haplochilus Chaperi, Fundulus heteroclitus, Jenynsia lineata* und die Mehrzahl der Teleostier. Fig. 100—104. *Haplochilus sexfasciatus* mit C_1 statt *C, calliurus, latipes, Pseudoxiphophorus bimaculatus* ♀ C_2 statt *C, Blennius.* Fig. 105—107. *Fundulus gularis, Clupea, Serra salmo, Argyrelosus.* Mit Rippen an *D* (Stör) und *Alosa alosa* usw.

Figur angegebene Ausbildung. Auch die nächste Hämapophyse besitzt dann einen Ansatz zu einer Parapophyse und wird durch ihre Kürze auffällig. Die Rippen weisen bis zur 10. eine schwache rostrale Durchbiegung auf.

Nach diesem Skeletbau[1] könnte man folgende Formen zuein-

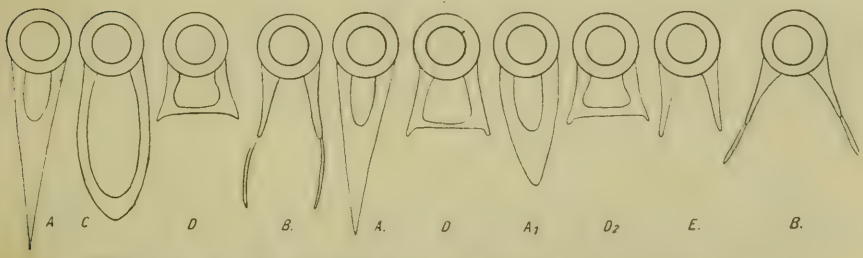
[1] In der Literatur gehen nur Garman, der Entdecker der Gonapophysen, und Philippi auf dieses Skelet näher ein. Ersterer schreibt (1895, p. 9): »A peculiar modification of several of the vertebrae is to be noticed on males of some species, in which the anal finis modified and carried forward; an inferior process from the centra of two ore more of the vertebrae over the hinder portion of the body cavity is sent down to furnish support for the base of the transformed fin. In *Poecilia* there are two of these stays. In *Gambusia* there are two in one species, and three, with more or less modification, in other; and in *Heterandria, Glaridodon* (= *Glaridichthys*) and *Girardinus* there are three. In addition lateral processes are prominent in some, while in other the inferior stay alone is to be discovered (?). On *Xiphophorus* there are four or five of the stays.« Daneben bringt er auf Taf. VIII einige Skizzen, die folgende in meiner Untersuchung noch fehlende Arten berücksichtigen. Danach weist *Gambusia punctata* (Poey) drei steilere Gonapophysen mit »lateral process« auf, *Gambusia puncticulata* (Poey) deren 2.

ander in Beziehung bringen: *Petalosoma* führt zu *Platypoecilus* und *Xiphophorus* über. Ihnen stehen am nächsten *Poecilia* (und *Heterandria*), denen sich *Glaridichthys* anschließt, der sich seinerseits zu *Gulapinnus* weiter entwickelt hat. Mit *Poecilia* steht noch *Gambusia* in Beziehung, die dadurch, daß sie bisweilen Processus uncinatoïdei hat, zu den Arten mit regelmäßig auftretenden Processus uncinatoïdei, *Belonesox*, *Cnesterodon* und *Pseudoxiphophorus* überleitet.

3. Zum Vergleich mit den viviparen Cyprinodontiden wurden einige ovipare herangezogen.

Haplochilus Chaperi (♂), *Fundulus heteroclitus* (♀ und ♂), *Lebias Sophiae* (♂) haben typische Schwanzwirbel, die in normale Rumpfwirbel übergehen, deren letzte sieben Rippen bei *Lebias Sophiae* (♂) die übrigen um das Doppelte an Breite übertreffen. Wie in der Lage der Afterflosse, so bildet diese Species auch dadurch, daß sie Rippen an der ersten Hämapophyse besitzt, einen Übergang zu den lebendgebärenden Zahnkarpfen. Bei ihr sitzen eigenartigerweise sehr starke Epipleuraldornen auch noch an den ersten Hämapophysen. *Fundulus gularis* schließt sich diesen Formen an, schiebt aber einen Wirbel mit Hämalkanal ohne Processus spinosus und Rippen ein. Dieser Art gliedert sich *Haplochilus rubrostigma* (♂) an, bei dem auf diesen Wirbel 12 folgen, wo sich zwischen die

Fig. 108—117.



Die Wirbel aus der Übergangsregion von Rumpf und Schwanz. Schematisch. Fig. 108—111. *Haplochilus rubrostigma* ♂. Fig. 112—117. *Anableps anableps* ♂.

An den drei Gonapophysen von *Heterandria formosa* (Agassiz) erscheinen die »lateral process« besonders groß.

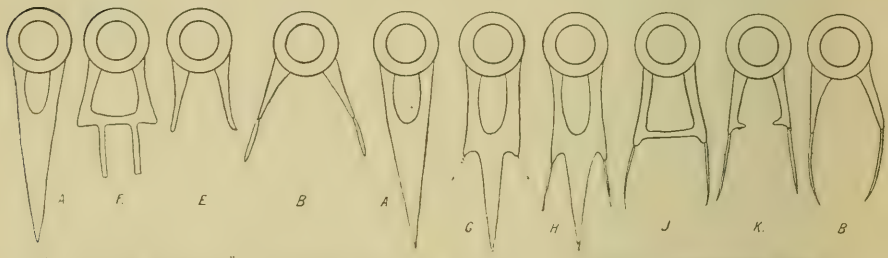
Poecilia vittata (Guichenot) besitzt 2 und 1 umgebildete Hämapophyse, *Glaridodon* (*Glaridichthys*) *metallicus* (Poey)3, ebenso *Girardinus metallicus* (Poey).

Jenynsia lineata (Jenyns, Günther) scheint nach der Figur nur etwas steilere Hämapophysen zu besitzen, schließt sich aber jedenfalls an die übrigen Cyprinodontiden an (s. Nachtrag).

Über das Knochengerüst von *Toxus* und *Phalloptychus* habe ich nichts angegeben gefunden.

Bögen die Schwimmblase eingeschoben hat. Daher werden die Bögen so weit auseinandergedrückt, daß sie eben nur noch am ersten Wirbel schließen, von einem Processus spinosus aber nicht zu reden ist. Dieselben bauchförmig erweiterten und verlängerten Hämalbögen weisen *Haplochilus latipes, calliurus* und *sexfasciatus* auf, nur daß ihnen der Übergangswirbel fehlt[1]. Bei *Haplochilus sexfasciatus* war es einmal auf der einen Seite zur Abtrennung der Rippe gekommen, auf der anderen noch nicht.

Fig. 118—127.



Die Wirbel aus der Übergangsregion von Rumpf und Schwanz. Schematisch. Fig. 118—121. *Anableps anableps* ♀. Fig. 122—127. Weibchen der viviparen Cyprinodontiden (außer *Anableps, Jenynsia* und *Pseudoxiphophorus bimaculatus*) und *Lebias*, wo 123, 125, 126 fehlen. Die durch Punkte angedeuteten Rippen fanden sich bei *Poecilia latipinna*.

Aus diesen Befunden erklärt sich nunmehr der von den übrigen Cyprinodontiden abweichende Skeletbau vom *Pseudoxiphophorus bimaculatus*-Weibchen.

4. Zum Schlusse gebe ich einen Überblick vom Bau der Wirbelsäule durch die Schemata 98—137, die die Übergangsformen zwischen Schwanz- und Rumpfwirbeln bei den einzelnen Arten und überhaupt bei den Teleostiern wiedergeben.

Wie lassen sich diese Schemata mit der Annahme, Rippen plus Parapophysen seien auseinandergerückte Hämapophysen plus Processus spinosi, in Einklang bringen[2]?

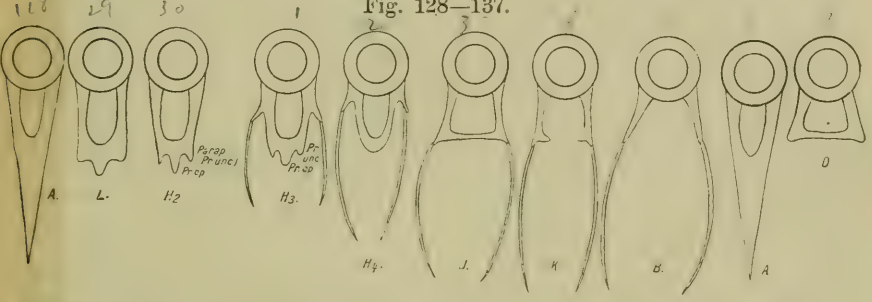
Über die Natur der Rippen stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Die eine sieht in ihnen selbständig entstandene Skeletgebilde, die erst sekundär mit den aus den Hämalbögen der Schwanzregion abzuleitenden Parapophysen in Verbindung treten. Die andere läßt die Rippen durch Abgliederung aus den divergierend geöffneten und verlängerten Hälften der Hämalbögen der Rumpfregion hervorgehen,

[1] Arten mit Reduction der unteren Bögen sind unberücksichtigt geblieben, da sie für einen Vergleich unbrauchbar sind.

[2] Ich folge hier teilweise wörtlich Bütschli (1906).

während die basalen Bogenteile als deren Körperteile an der Chorda verbleiben, bezw. in die Bildung des Wirbels eingingen. Die Bögen werden im Dienste der Muskulatur verlängert und sind in der Schwanzregion also teilweise verwachsen. Dieser Teil wird als Processus spinosus bezeichnet und stellt nur bei den Knorpelganoïden einen selbständigen unpaaren Stab dar. Was die Cyprinodontiden anbetrifft, so wird aus den Figuren seine Doppelnatur als teilweise oder ganz verschmolzenes Ende der verlängerten Bögen ersichtlich.

Fig. 128—137.



Die Wirbel aus der Übergangsregion von Rumpf und Schwanz. Schematisch. Fig. 128—135. Männchen der viviparen Cyprinodontiden außer *Anableps anableps* und *Jenynsia*. Nur *Poecilia reticulata* besaß den Wirbel in Figur 133 und *Platypoecilus maculatus* den in Figur 131. Wirbel von der Form in Figur 131 kommen den Arten mit Processus uncinatoïdei zu Fig. 136 u. 137. Einige Pleuronectiden.

Nach vorn zu divergieren die Bogenhälften, so daß es oft gar nicht mehr zu unpaaren Endstücken der Hämalbögen kommt. Erst im Rumpfe gliedern diese die Rippen ab. Danach wären die Figuren 98 bis 104, 112 bis 117, 136 bis 137 verständlich. Wie ordnen sich aber Schemata 122 bis 135 dieser Hypothese unter, da Rippen und Processus spinosi zugleich auftreten? Selbst wenn man die Rippen in keine Beziehung zu den Processus spinosi bringen oder diese, als sekundär entstanden, nicht den normalen Rippen gleichsetzen wollte, so bliebe doch bestehen, daß die Parapophysen mit den Hämapophysen identisch seien, und wie können dann Hämapophysen und Parapophysen zugleich auftreten? Zunächst gilt es, die Bezeichnung Parapophyse für die Processus zu rechtfertigen. Dafür spricht, abgesehen von der gleichen Funktion, die Tatsache, daß sich innerhalb der einzelnen Arten alle Übergänge von Formen wie *Glaridichthys januarius* bis zu *Petalosoma cultratum* finden, deren Proximal-Processus sich in Gestalt und Lage an die vorhergehenden normalen Parapophysen anschließen. Der zweite ausschlaggebende Grund ist, daß sich beim Weibchen an entsprechenden Rumpfwirbeln

regelrechte Parapophysen mit Rippen vorfinden und zu gleicher Zeit auch die Rudimente ehemaliger Hämalbögen mit Processus spinosi in den Hämalfortsätzen und in den Überresten von distalen Hämapophysenenden bei jenem *Glaridichthys januarius*-Weibchen (Fig. 86). Die Selachier besitzen obere Rippen, die Crossopterygier obere und untere Rippen, von denen die unteren in die Schwanzbögen übergehen, die Teleostier nur untere. Die oberen Rippen sind aus den unteren entstanden zu denken. Bisher homologisierte man die Rippen der Teleostier mit den unteren Rippen der Crossopterygier. Könnten aber nicht diese ursprünglicher sein und die noch nicht abgegliederten oberen Rippen oder die unteren Parapophysen die oberen Parapophysen in sich enthalten? Es wäre dann in einzelnen Fällen eine Teilung dieses »Basalstumpfes« möglich gewesen. In diesem Sinne wird von Bütschli das Schema 105 bis 107 erklärt. Er schreibt: »Die beiden Bogenhälften trennen sich in der Ventrallinie voneinander und liegen dann divergierend dicht unter dem Peritoneum des Cöloms, da, wo die Myosepten an diese herantreten. Dagegen erhält sich die die Aorta umgreifende knorpelige Scheidewand an allen Hämalbögen des Rumpfes mit Ausnahme der vordersten. Das distal von dieser Scheidewand gelegene Stück jeder Bogenhälfte gliedert sich embryonal frühzeitig von dem basalen Teil durch bindegewebige Einschaltung ab und stellt nun eine Rippe dar, während die basalen an der Chorda anliegenden Teile jedes Bogenpaares ebenfalls miteinander unter der Chorda zusammenstoßen und an seitlichen Vorsprüngen (Processus transversi, Parapophysen) die Rippen tragen. Demnach könnte man hier eine Zweiteilung verteidigen. Es sind die Rippen obere Rippen. Die Hämalfortsätze — so werden die den Kanal schließenden Processus genannt — untere Hämalbögen«, die sich bei gewissen Pleuronectiden (Fig. 136—137) dann allein erhalten hätten. Daß der Hämalfortsatz nicht als eine Bildung sui generis, sondern den Processus spinosi und Schwanzbögen gleich zu erachten sei, ergibt sich aus den Schemata 118 bis 137. Bei Betrachtung der Figuren 105—107 und 122—137 kam man also mit der ersten Erklärung nicht aus. Es löst sich aber die Schwierigkeit, wenn wir hier wie beim Stör eine Zweiteilung annehmen und damit die vorhandenen Rippen und Parapophysen, wenigstens die letzten, als obere bezeichnen. Die in Figur 131 dargestellten Processus uncinatoïdei können hier übergangen werden, da sie als durchaus sekundär entstandene Gebilde nicht von Bedeutung für diese Fragen sind.

Das nachträgliche Entstehen von Parapophysen und das Auftreten von Hämalfortsätzen in dem Rumpfe ließe auch den Schluß zu, die Schwanzbögen seien zum Schutze für die Aorta und für die Muskulatur angelegt worden und gingen ursprünglich weiter nach vorn. Völlig unabhängig von diesen wurde eine neue Bogenreihe für den Rumpf geschaffen. Dann wäre im Schema 100 bis 104 und 108 bis 111 zu untersuchen, ob die Trennung der Hämalbögen durch die distale Ausdehnung der Leibeshöhle erst eine sekundäre ist, und ob überhaupt nur in einzelnen Fällen Rippen von Hämapophysen abgegliedert werden. Es stellen die Rippen Bildungen sui generis dar. Diese Ansicht bekräftigt der Befund an jenem *Glaridichthys januarius* var. *reticulatus*-Weibchen (Fig. 86). Offen blieben die Fragen: Hat sich diese Bogenreihe des Rumpfes dann wieder in eine obere und untere (Crossopterygier) gespalten, oder entspricht der unteren die Hämapophyse und der Hämalkanal? Am sichersten ist jedenfalls der Schluß, daß mit dem caudalen Ausdehnen auch ein schützendes äußeres Spangensystem (Rippe plus Basalstumpf) bei allen Fischen, bei den viviparen Cyprinodontiden bisweilen noch ein inneres (Processus uncinatoïdei plus Hämapophyse) geschaffen werden mußte, das aber je nach der Lage mit den verschiedenen Skeletteilen der Wirbelsäule in Verbindung trat. Dann können in einzelnen Fällen wohl die letzten Rippen (Processus uncinat.) ontogenetisch aus dem unteren Bogensystem entstehen, aber allgemein das Rippensystem aus dem unteren Bogensystem abzuleiten, wäre falsch.

c) Die Schwimmblase.

1. Wie schon bei der Besprechung der Gonapophysen erwähnt wurde, kommt die Schwimmblase in der Region dieser Skeletteile und des Trägerkomplexes oberhalb der hinteren Leibeshöhle zu liegen. Zwischen ihr und dem Vorderrande der Träger ziehen die paarigen Nierengänge hin, die auf die dorsale Seite der Schwimmblase übergehen, um dann rostral unterhalb der Wirbelsäule hinzuziehen und in die Nieren einzumünden. Den normalen Bau der Schwimmblase beschreibt Philippi 1908, S. 47, aber er irrt sich, wenn er meint, sie sei ungeteilt und habe die Gestalt eines Rotationsellipsoïdes. Sie hat vielmehr unmittelbar vor den Trägern die größte Breite und Höhe und verläuft caudalwärts in einem mehr oder weniger breiten Kegel (Fig. 49, 50). Da die Ureteren vor der Afterflosse ausmünden, müssen sie die über die Afterflosse hin sich er-

streckende Schwimmblase durchschneiden und so ihrem hinteren Ende eine klammerähnliche Gestalt verleihen. Mit den Zipfeln schmiegt sie sich in die erste Hämapophyse ein; aber häufig ragt sie noch über diese hinaus (Fig. 49). Die Gabelung der Schwimmblase wird noch deutlicher beim Weibchen von *Belonesox* (Fig. 50), da hier die Träger verlängert sind und daher nicht nur dorsal, sondern auch seitlich von der Schwimmblase gedeckt werden. Von dem roten Organ aus zieht nach PHILIPPIS Entdeckung an *Glaridichthys januarius* und *Gulapinnus decem-maculatus* ein solider Bindegewebsstrang bis nahe an die Cardia, eine Angabe, die sich auch für *Xiphophorus strigatus* bestätigte. Von diesem Bindegewebsstrange wies PHILIPPI nach, daß er bei der Geburt noch ein mit einschichtigem Epithel versehener Ductus pneumaticus sei, der schon beim 24 Stunden alten Tiere zu obliterieren beginne. Da man bisher den soliden Strang als offene Röhre angesehen hatte, so mußte er die Cyprinodontiden aus der Gruppe der Physostomen entfernen und sie den Physoklisten einreihen.

2. Noch im höheren Maße ist eine Gabelung der Schwimmblase bei den Männchen der viviparen Cyprinodontiden bedingt. Freilich wird auch hier *Anableps anableps*, nach der Ausbildung seines Skelets zu urteilen, abweichen. PHILIPPI teilt über den Befund an *Glaridichthys* (1908, S. 56) folgendes mit: »Die Gonapophysen durchziehen einen Raum, den beim Weibchen wie beim neugeborenen Männchen die Schwimmblase einnimmt. Demgemäß wird auch sie affiziert[1], was schon GARMAN bekannt war, wie aus folgendem Satz hervorgeht: »In males of those species in which the anal fin is much carried forward the stays from the vertebrae and the supports

[1] Ebenso wie die Schwimmblase werden die segmental angeordneten Blutgefäße, die sich in der Region der Afterflosse in eine linke und rechte Ader gabeln, von der Wanderung des Gonopodiums in Mitleidenschaft gezogen (Fig. 50, 64). Je nachdem, von welchem Wirbel aus das Anale bei den Geschlechtern versorgt wird, ließe sich vielleicht ein Schluß auf die Homologie der Wirbel in der Übergangsregion beim Weibchen und Männchen ziehen. Bei *Xiphophorus strigatus* übernimmt namentlich die Ader der ersten Gonapophyse, beim *Poecilia latipinna*-Weibchen die der ersten und zweiten Hämapophyse die Versorgung des Anale. Die Afterflosse von *Belonesox* wird gleichmäßig von drei Adern versorgt. Bei *Haplochilus rubrostigma* waren die Adern des 8. bis 16. Wirbels, bei *Pseudoxiphophorus* vier daran beteiligt. Auffällig ist die von PHILIPPI für *Glaridichthys januarius* und *Gulapinnus decem-maculatus* festgestellte reiche schwarze Pigmentierung der Blutgefäßwände, die sich bei allen untersuchten Formen wiederfand.

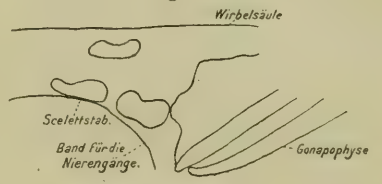
of the anal divide the air-bladder into separate chamber«. Das aber entspricht keineswegs den Tatsachen. Die Umformung erfolgt vielmehr in der Weise, daß die Schwimmblase von ihrem Caudalende her mehr und mehr durch die vorrückenden Flossenträger des Gonopodiums und die sich durchbiegenden Gonapophysen in der Medianebene eingeschnürt wird, so daß ihre ursprünglich ellipsoïde (?) Gestalt mehr und mehr einer solchen weicht, die sich am besten mit der einer Wäscheklammer vergleichen läßt, indem von einem vorderen unpaaren Teil dicht beieinander in symmetrischer Ausbildung zwei Fortsätze schwanzwärts ziehen. Das Lumen des ganzen Gebildes bleibt aber einheitlich; eine Kammerbildung findet in keiner Weise statt. Die Wand der Schwimmblase, mit Ausnahme des vordersten die Gasdrüse beherbergenden Teiles, ist hauchdünn. Wie die Wäscheklammer auf dem Stricke, so sitzt die Schwimmblase mit ihrer Kimme auf einem Skeletstab, dessen Existenz bisher unbekannt geblieben ist, da er, ohne Zusammenhang mit dem übrigen Knochengerüst, beim Präparieren regelmäßig verloren geht, wenn ihm nicht ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet wird. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Sehnenknochen; er hat kein Homologon beim Weibchen.« Zu dieser durch das Vorbeugen der Gonapophysen und der Wanderung der Träger erfolgenden Einschränkung (Fig. 63, 77, 78, 80, 84, 85, 87—89, 96) gesellt sich auch noch ein aktives, caudal gerichtetes Wachstum der Schwimmblase, das in Figur 78 und 79, noch deutlicher in Figur 80, 81 zutage tritt. Die Schwimmblase weicht den andringenden Gonapophysen und Trägern seitlich aus. Ihre Zipfel sind bisweilen, so bei *Xiphophorus strigatus* (Fig. 63) und bei *Poecilia reticulata* ungleich lang. Mit der sich ausdehnenden Schwimmblase entstehen die sie schützenden, ebenfalls knorpelig angelegten letzten Rippen. Hinter der Einschnürung lagert also jener Skeletstab, der jedenfalls ein Vordringen der Schwimmblase nach hinten bis an die Gonapophysen verhindern soll, um eine Quetschung dieses Organs und namentlich der Ureteren bei der Bewegung zu vermeiden. Der Knochen findet sich außer bei *Glaridichthys januarius* (Fig. 40, 85) noch bei *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Fig. 80—81), *Platypoecilus maculatus* (Fig. 79), *Xiphophorus strigatus* (Fig. 63), *Gambusia Holbrookii* (Fig. 77), *Poecilia reticulata* (Fig. 96), *Cnesterodon denticulatus*, *Belonesox belizanus* (Fig. 64). Er ist je nach der Art verschieden lang und stark. *Glaridichthys januarius*, *Xiphophorus strigatus* und *Platypoecilus maculatus* haben ihn am kräftigsten ausgebildet. Schwächer ist der von *Belonesox*,

von *Pseudoxiphophorus*, winzig klein der von *Poecilia reticulata* und von *Gambusia Holbrookii*, bei welcher Form freilich auch ein langer dünner Stab den kurzen gedrungenen vertreten konnte. Er schiebt sich bei vollständiger Ausbildung zwischen die gabelförmigen Seitenlamellen des II. Trägers ein und verhindert dadurch das Einknicken der Harnleiter bei plötzlicher Bewegung. Bei *Cnesterodon denticulatus* hat er eine schildförmige Gestalt angenommen. Sonst liegt er den Trägern genähert, frei in dem Gewebeband, das die Ureteren birgt und von den Trägern aus nach der Wirbelsäule hin verläuft. In der Lage des Skeletstabes (*Sc*) spiegelt sich ebenfalls die Wanderung des Gonopodiums wider. Bei *Xiphophorus strigatus, Poecilia reticulata, Glaridichthys januarius* weist er nach dem Vorderrande des vierten Wirbels vor den Gonapophysen hin und hält eine nach innen rostrale Richtung ein. Bei *Belonesox*, *Platypoecilus* und *Pseudoxiphophorus* wendet er sich dem dritten Wirbel zu. Der Stab liegt hier in der Jugend schiefer (Fig. 79) und wird nachträglich aufgerichtet. Eine dritte Stellung weist er bei *Gambusia Holbrookii* auf, wo er dem zweiten Wirbel angehört und eine nach außen rostrale Richtung einschlägt. Indessen habe ich auch Exemplare mit dem Skeletstab am vierten Wirbel vor den Gonapophysen gefunden. Dieser Knochen tritt ziemlich früh, meist, doch nicht immer, vor beginnender Gonopodienausbildung auf. Hatte Philippi ihn als Sehnenknochen angesprochen, so hatte ich mich seiner Ansicht, wenn auch zögernd, schon angeschlossen, da er kein Knorpelstadium durchzumachen schien und bei jungen Exemplaren auffindbar war. Erst bei einer Nachprüfung der Präparate gelang es mir, seine Natur als ehemalige Rumpfhämapophyse festzustellen. Bei einem *Xiphophorus*-Männchen z. B. (Fig. 61), dessen Gonopodium sich noch nicht entwickelt hatte, war er deutlich noch als Bogen mit Processus spinosus ausgebildet, der sich von den ausbildenden Gonapophysen durch seine Lage und Richtung unterschied. Seine Ablösung von der Wirbelsäule war schon durch eine Verdünnung der Knochensubstanz eingeleitet. *Petalosoma cultratum* endlich hat auch hier den Charakter der Urform gewahrt, denn seine erste Gonapophyse ist ihrer Lage und Ausbildung nach als der spätere Skeletstab der übrigen viviparen Zahnkarpfen anzusehen (Fig. 87). Wie schon Philippi nachwies, fehlt bei *Gulapinnus* ein Skeletstab. Ebenso ist er bei *Anableps anableps*, *Poecilia heteristia* und *vivipara* verschwunden. Für *Poecilia vivipara* bedarf es noch einer Kontrolle, da die Möglichkeit besteht, daß ich ihn bei dem einen untersuchten Exem-

plar übersehen habe. Bei *Poecilia amazonica* finden sich an Stelle des Skeletstabes, mehr der Wirbelsäule zu, vier unregelmäßige Knochenstückchen in das Band eingelagert (Fig. 138). Leider stand mir auch hier nur ein Exemplar zur Verfügung.

3. Das Extrem in der caudalen Verlängerung der Schwimmblase haben die Formen mit erweitertem Hämalkanal, also *Haplochilus* (*elegans*, *latipes*, *sexfasciatus* [Fig. 139], *rubrostigma*) und das Weibchen von *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Fig. 140) erreicht. Ob freilich hier beide Zipfel der Schwimmblase sich verlängern oder wieder verschmelzen, ist nicht festgestellt worden. Im Gegensatz zu der starken Entwicklung der Schwimmblase bei diesen Arten soll sie den Rivuli überhaupt fehlen[1].

Fig. 138.



Skeletstab von *Poecilia amazonica* (Garm.) ♂. (Das vierte Knochenstückchen ist durch das dem Trägerkomplex am nächsten liegende verdeckt.)

Fig. 139 u. 140.

Fig. 139. Schwimmblase von *Haplochilus rubrostigma* ♂. Fig. 140. Schwimmblase von *Pseudoxiphophorus bimaculatus* ♀.

d) Die Geschlechtsorgane.

Was die innerhalb des Peritoneum liegenden vegetativen Organe anbetrifft, so sei auf Philippis Abhandlung (1906) und seine Zeichnungen auf Tafel V verwiesen. Bemerkenswert ist hier, daß auch sie in ihrer Lage von der Wanderung des Gonopodiums beeinflußt werden. In dieser Arbeit schlage man auch die höchst interessanten Angaben über den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane nach. Wichtig war unter anderem der Befund, daß »der Oviduct auf seiner

[1] Ob noch ein Rudiment da ist, ob sie völlig oder nur den erwachsenen Tieren fehlt, darüber findet sich keine Angabe.

Innenfläche zahlreiche hohe Längsfalten bildet. Zwischen diesen bleibt ein großer Teil der bei der Begattung eingeführten Spermien zu gelegentlicher Verwendung zurück, welche so die hier (zum 2. Male in der wissenschaftlichen Literatur festgestellten) mehrfachen Geburten isolierter Weibchen ermöglichen, während die übrigen Spermien in das Ovar einwandern«. Dieses mehrfache Werfen nach einmaliger Begattung war bisher von Poey für *Gambusia punctata*, *puncticulata*, *Girardinus metallicus*, *Poecilia vittata*, von Philippi und Zolotnisky für *Glaridichthys januarius*, für *Gulapinnus* von Philippi allein angegeben worden. Ihnen schließen sich noch an *Xiphophorus strigatus*, bei dem ich ebenfalls Ovarialfalten fand, *Belonesox* und *Pseudoxiphophorus*.

Philippi schreibt »mit Außerachtlassung dieser Tatsache (mehrfaches Werfen nach einmaliger Begattung) sind alle bisherigen Nachrichten über gelungene Bastardierungen bei den Cyprinodontiden gegeben und daher vollkommen wertlos«. Diese Notiz gab Veranlassung, Männchen und Weibchen getrennt aufzuziehen und Vorversuche mit der Kreuzung verschiedener Arten anzustellen, da diese, wenn sie gelangen, interessante Ergebnisse in mehrfacher Hinsicht versprachen. Mit einem *Xiphophorus strigatus*-Weibchen und *Platypoecilus maculatus*-Männchen gelang der Versuch. Die drei noch lebenden Jungen — die anderen wurden wahrscheinlich aufgefressen — trugen den Habitus des Männchens und schienen alle Weibchen zu werden. Erst nach einem reichlichen Jahre entpuppte sich das eine Tier als ein Männchen, an dem auch etwas über einen Monat später das Schwert des *Xiphophorus* sich zu entwickeln begann. Das *Xiphophorus*-Weibchen war indessen wieder trächtig geworden. Zwei Kreuzungen zwischen *Poecilia reticulata*-Weibchen und *Jenynsia lineata*-Männchen hatten den Erfolg (?), daß das Weibchen trächtig und von Tag zu Tag unförmlicher wurde. Zuletzt konnte es kaum das Gleichgewicht erhalten. Schließlich starb es, wurde aber leider nicht aufbewahrt. Es waren verschiedene Versuche angestellt worden, die teilweise mißglückten, obschon die Männchen mit den Weibchen der anderen Arten kopulierten, teilweise nicht vollendet wurden. Jedenfalls ist vorerst als sicheres Ergebnis die Kreuzungsmöglichkeit zwischen *Platypoecilus maculatus*-Männchen und *Xiphophorus strigatus*-Weibchen festgestellt und damit ein weiterer Beitrag zur Verwandtschaft der beiden Formen geliefert.

Die Trächtigkeitsdauer beträgt vier bis fünf Wochen, kann sich aber über mehrere Monate hinziehen und scheint sich bei den iso-

liert gehaltenen (und gekreuzten [?]) Weibchen zu steigern; denn es ist für *Gulapinnus* zwischen dem ersten und zweiten Wurfe ein Zwischenraum von 32 Tagen bei PHILIPPI angegeben, zwischen dem zweiten und dritten einer von 46 Tagen. *Pseudoxiphophorus bimaculatus* brauchte 39 Tage, dann 42. Leider starb das Tier dann, das zur Beantwortung der Fragen nach der Zahl der möglichen Würfe nach einer Befruchtung, der Stückzahl in den Einzelwürfen und des Verhältnisses der beiden Geschlechter zueinander in den einzelnen Würfen ausersehen war. Ein *Glaridichthys januarius*-Weibchen verlängerte die Zeit auf 93 Tage. Ein *Belonesox belizanus*-Weibchen warf erst nach 40 Tagen zum zweiten Male. Dann starb das Männchen. Der dritte Wurf erfolgte nach 34 Tagen, der vierte nach 57 Tagen, der fünfte nach 61. Dann starb das Tier am ersten April, nach 140 Tagen. Die Eier in seinem Ovar zeigten keine Entwicklung. Ja selbst über 160 Tage hin erhielt sich das Sperma (nach PHILIPPI) bei *Glaridichthys januarius* lebenskräftig. Die höchste Zahl der beobachteten Würfe nach einmaliger Befruchtung ist sieben (nach THUMM und WOLTERECK). Sollen nach PHILIPPI die eingeführten Zahnkarpfen eine Ruheperiode im Winter durchmachen, so konnte ich nur eine verringerte Geburtenzahl feststellen, die jedenfalls an der ungenügenden Beleuchtung und Fütterung lag. Im Dezember, Januar und Februar wurde Nachzucht erzielt.

Die Zahl der einzelnen Individuen in einem Wurfe hängt, wie bekannt, von dem Alter des Weibchens ab. Sie begann z. B. bei *Glaridichthys januarius* mit acht und steigerte sich auf 27, 28, 34, 51, 55, 65, 95 (PHILIPPI). Aber nicht nur innerhalb der einzelnen Geburten bei demselben Weibchen sind große Schwankungen in der Anzahl der Jungtiere zu beobachten, sondern auch innerhalb der einzelnen Arten. Während *Poecilia amazonica* nur 4—5 Junge gebären soll (STANSCH), findet sich für *Girardinichthys innominatus* bei MEEK (1902) die bisher höchste Zahl 240 angegeben. Natürlich nimmt auch die Zahl der Tiere bei mehrmaligem Werfen ohne Männchen ab[1]. Sie betrug für *Belonesox* bei den vorher angegebenen Würfen 25, 49, 77, 43, 22. Die Jungfische hatten bei diesem Fisch die erstaunliche Größe von 1,5—1,7 cm. Sie wurden im dritten Wurfe von $^3/_4 8^h$ früh bis $^1/_4 8^h$ abends, im vierten von $7^h\ 56^{min}$ bis 10^h früh geboren und zwar, wie schon WEYENBERGH und PHILIPPI im Gegensatz zu RYDERS Gewährsmann DULY angeben, jedes einzeln. Das Weibchen wand sich krampfhaft

[1] Es scheint (?) bei den Würfen ohne erneute Befruchtung eine Steigerung in der Zahl der Männchen gegenüber den Weibchen stattzufinden.

und die Bauchmuskulatur fibrierte heftig. Dann war es längere Zeit ruhig. Plötzlich trat das junge Tier hervor, ohne daß dabei das Weibchen sichtbare Anstrengungen gemacht hätte. Der Vorgang verlief blitzschnell, und das Neugeborene schwamm sofort an die Oberfläche des Wassers in das schützende Pflanzendickicht und war nach einer Stunde fähig, auf die Jagd von Daphnien zu gehen. Ein Gebären nur bei Nacht oder in früher Morgenstunde, wie es manchmal behauptet wurde, ist jedenfalls nicht unbedingte Regel.

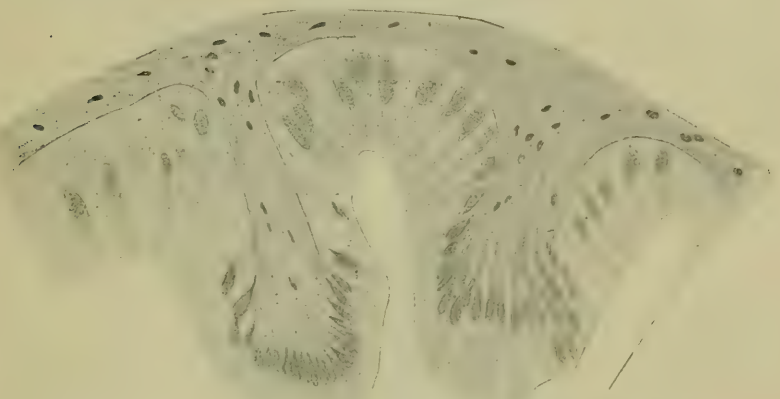
Über den Bau des Hodens bei *Glaridichthys januarius* schlage man die Arbeit von Ihering »Zur Kenntnis der Gattung *Girardinus*« nach. Die Samenballen, die nicht von Philippi, sondern in dem Artikel von Ihering zuerst erwähnt werden, sind bei *Glaridichthys jan.* und *Gulapinnus dec.* von Philippi, der sie Spermozeugmen nennt, näher untersucht worden. Seine Ergebnisse sind folgende: »Die Ejaculation des Spermas erfolgt in Form von Spermozeugmen, die die Gestalt eines hohlen Rotationsellipsoïds haben, dessen Wand aus radiär angeordneten Spermienköpfen besteht, während im Innern die Schwänze spiralig zusammengerollt liegen. Das ganze keiner aktiven Bewegung fähige Gebilde wird von einer klebrigen Kittmasse zusammengehalten und klebt am ersten erreichten Gegenstand, normaliter der weiblichen Genitalpapille, fest. Die Kittmasse des in physiologischer Kochsalzlösung mehrere Tage unverändert bleibenden Spermozeugmas löst sich unter dem Einflusse der Ovarialflüssigkeit binnen weniger Minuten auf, worauf die Spermien in lebhafter Bewegung auseinander schwirren«. Dieses Zusammenballen des Spermas gibt den Geschlechtsprodukten eine größere Festigkeit und erleichtert so die Übertragung an der Gleitschiene. Zugleich wird durch die Übertragung vieler Samenelemente die Befruchtung einer großen Menge von Eiern gesichert. Den zwei Formen mit diesen im Dienste der Viviparität umgebildeten Geschlechtsprodukten schließen sich nach meinen bisherigen Befunden *Petalosoma cultratum*, *Poecilia reticulata*, *Xiphophorus strigatus*, *Belonesox belizanus*, *Cnesterodon denticulatus*, *Platypoecilus maculatus* an. Bei einer *Poecilia reticulata*, deren Afterflosse sich eben zu verlängern begann, waren noch keine Spermozeugmen entwickelt.

Das kurze, außerhalb des Hodens unpaare, trichterförmige Vas deferens durchbricht ein wenig oberhalb des Rectums das Peritoneum, um sich kurz vor der Ausmündung mit den zur Harnblase erweiterten Ureteren zu vereinen. Es senkt sich rostral von oben mitten zwischen die paarigen Hoden ein und teilt sich dann zunächst

in zwei Hauptäste. Dieses Vas deferens scheint als Aufbewahrungsort für das Sperma zu dienen; denn es war mehrfach mit den Geschlechtsprodukten angefüllt und fällt dann durch seine Größe auf. Sein Lumen ist mit einem stark entwickelten Drüsenepithel ausgekleidet, das, je weiter dem Ende zu, immer mehr zottenförmig hervorragt (Fig. 141) und jedenfalls(?) zur Ausscheidung jener Kittmasse dient.

Die Ureteren münden an der Rückseite der Harnblase ein, die sich aber vor dem Eintritt des Vas deferens verschmälert. Der Uro-

Fig. 141.



Drüsen des Vas deferens von *Belonesox belizanus* (Kner). Ungef. 1200 f. Vergr.

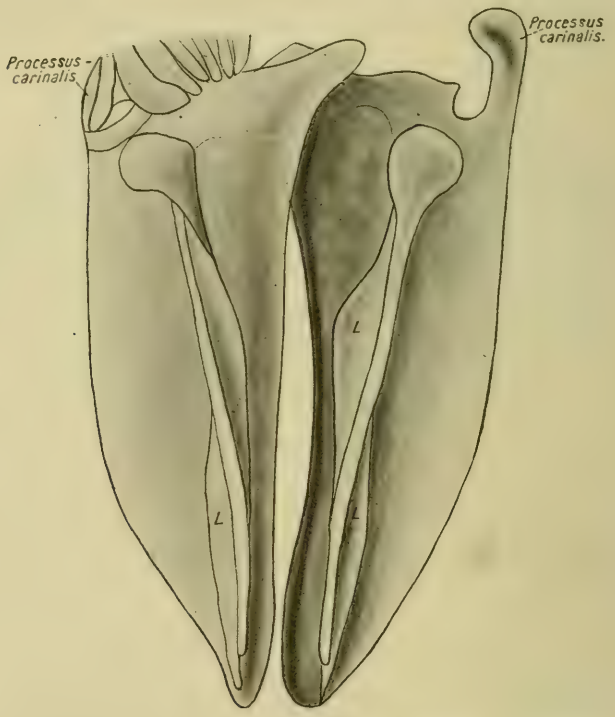
genitalgang wird wieder weiter, um sich am Vorderrande des Gonopodiums zu öffnen und dabei noch die ersten drei klammerförmig zu umfassen, so daß der Porus urogenitalis eine hufeisenförmige Gestalt erhält. Wie bei *Anableps anableps* reguliert hier ein ringförmiger Muskel den letzten Abschnitt des Rectums, des Vas deferens und der Uretra (Fig. 83 x). Ein zweiter dient nur zur Schließung der Urogenitalöffnung (ϱ).

e) Das Basale metapterygii.

Über jene beiden Muskeln legt sich der Musculus carinalis anterior (*m. c. a.*), der am ersten Strahl ansetzt, um sich dann rostral an die Bauchflosse anzuheften. Er bedingt ein Vorwärtsgleiten der Flosse. Durch seine besonders kräftige Ausbildung beim Männchen hat er eine weitere, durch die Ausbildung eines Gonopodiums entstehende Modifikation am Basale metapterygii, dem Becken der Teleostier, hervorgerufen. Diese paarigen Knochenstücke — es sei als Beispiel

Xiphophorus strigatus (Fig. 142) genommen — stellen zwei spitzwinklige Dreiecke dar, die nach dem Kopfe zu zeigen. An ihrer Basis tragen sie die Flossenstrahlen und laufen ventralmedial in zwei sich deckende, breite Processus aus, ohne daß es jedoch zu einer Verwachsung käme. Dadurch wird ein Auseinanderrücken der Basalia zu jeder Zeit bei Zunahme des Leibvolumens ermöglicht. Diese beiden Knochen besitzen ihrer Lage gemäß die Form eines

Fig. 142.



Basale metapterygii von *Xiphophorus strigatus* (Regan) ♂. *L* Lamellen.

Daches, dessen First von einem knorpelig vorgebildeten Knochenstab gebildet wird, der caudalwärts knopfförmig endet. An dem Firste setzen noch zwei weitere zur Längsachse des Tieres ungefähr senkrechte Knochenlamellen an, von denen die eine am rostralen Ende nach außen sich erstreckt und caudalwärts von der zweiten, die am Innenrande verläuft, abgelöst wird. Diese beiden Lamellen (*L*) können bei anderen Arten durch eine Lamelle ersetzt sein, die ein wenig lateral von der Sagittalebene abweicht. Die nach außen gelegene caudale Ecke des Basale metapterygii ist beim Männchen

für den Musculus carinalis anterior in einen kräftigen Fortsatz verlängert, der, wie alle diese Modifikationen, sich erst postembryonal bei beginnender Gonopodiumausbildung entwickelt. Er sei »Processus carinalis« genannt. Dieser eben geschilderte Bau stimmt auch für *Poecilia reticulata*, *Petalosoma*, *Belonesox*, *Gulapinnus*, *Glaridichthys januarius*. Bei *Platypoecilus maculatus* sah ich keine Lamellen. Am stärksten sind die Fortsätze von *Cnesterodon denticulatus*, *Gambusia Holbrookii*, ja bei *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Fig. 143) sind sie geradezu monströs gegenüber dem Basale zu nennen. *Anableps anableps* besitzt ebenfalls einen ähnlichen, mehr seitlich als caudal gerichteten Auswuchs, aber in beiden Geschlechtern. Ferner hat dieser Fisch nur eine nach der Medianlinie gerichtete Lamelle am rostralen Ende des Basale metapterygii. Von der normalen Form weicht auch das Becken von *Poecilia latipinna* ab, an dem die Gelenkpfanne für den ersten Strahl noch nicht einen so auffallenden Processus abgegliedert hat. *Poecilia amazonica* hat weder Processus noch Lamellen und fällt durch die Kleinheit der Basalia im Gegensatz zu dem verlängerten Ventrale auf. Natürlich entspricht bei den Arten mit rudimentärer äußerer Bauchflosse dieser Eigenschaft auch die Größe der Basalia metapterygii.

Fig. 143.

Basale metapterygii von *Pseudoxiphophorus bimaculatus* ♂.

Der Einfluß der Gonopodiumentwicklung auf das Innenskelet des Ventrale kommt noch insofern zum Ausdruck, als es von der mehr oder weniger starken Wanderung des Anale ergriffen und dementsprechend nach vorn verlagert wird. Das Extrem hat hier wieder *Gulapinnus decem-maculatus* erreichen müssen, dessen Name schon darauf hindeuten soll. Die verlängerte 8. und 9. Rippe schieben die Bauchflossen bei dieser Art noch bis vor die letzte Rippe. Bei *Glaridichthys januarius* liegt das Ventrale bei beginnender Umbildung mit dem caudalen Rande an der späteren 11., beim erwachsenen Tier an der 14. und 15. Rippe.

f) Die Muskulatur.

Weiterhin zieht längs der verlängerten Rippen bei *Glaridichthys jan.* und *Gulapinnus* Muskulatur (Fig. 83 *k*) hin, die diese am Basale metapterygii und anderseits an den Seitenlamellen der Träger befestigt. Zwischen den Rippen liegt eine Muskelschicht, die eine ventral-caudale Richtung (β) innehält, unter ihr eine, die ventral-

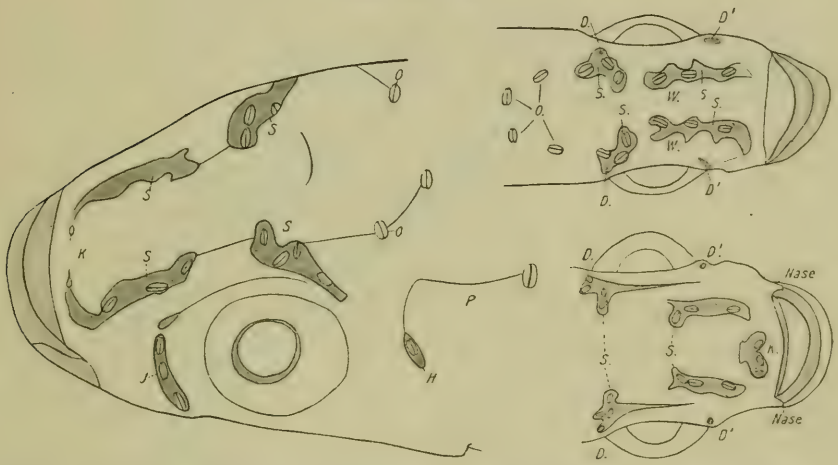
rostral gerichtet ist (*γ*). Am distalen Ende aber sind die Rippen durch mehr bogenförmige Muskeln verbunden (*δ*). Unter diesen Muskeln hinweg zieht der Antagonist des Musculus carinalis anterior, der Musculus carinalis posterior (*m.c.p.*), der an der zweiten Hämapophyse und dem von den Myosepten des Schwanzes gebildeten dritten Winkel ansetzt und entlang der Schwimmblase läuft — daher länger als beim Weibchen —, um sich im Bereich der Träger in drei Äste zu verzweigen. Der erste, der eigentliche Musculus carinalis posterior, geht an die zwei letzten Träger. Der zweite Ast verliert sich in die Region des III. und der folgenden Träger. Die dritte Abzweigung, am gewaltigsten entwickelt, dehnt sich bis zu den Seitenlamellen des II. Trägers aus. Sein weiterer Verlauf ist noch nicht geklärt, da er nach den Zeichnungen und Notizen das eine Mal nur bis an die Seitenlamelle geht und dann rostral durch einen kürzeren Antagonisten, der zu der Ventralis hin verläuft, fortgesetzt wird, das andere Mal über die Seitenlamelle hinweg nach den Strahlenenden zieht. Über alle diese Muskulatur lagern sich noch die Musculi inclinatores, die von der Körperwand entspringen, eine rostral-ventrale Richtung innehalten und an den Strahlen ansetzen, um so eine Seitwärtsbewegung zu ermöglichen. Die auffälligste Muskulatur stellen die Musculi erectores (*m.e.*) und depressores (*m.d.*) dar, die gegenüber dem Weibchen bedeutend an Mächtigkeit gewonnen haben und von denen die des II. Trägers alle anderen überragen. Ihre gewaltige Entfaltung wird durch die Seitenlamellen Sl_2 ermöglicht, die die Fläche zum Anheften hergeben. Sie sind mitsamt dem ganzen Trägerkomplex in ein Perimysium externum eingehüllt, das von den Gonapophysen ausgeht und sich auch zwischen jeden Träger wieder als Perimysium internum einschaltet. Der Musculus erector verläuft von den Seitenlamellen des Trägers an die vordere Kante des dazu gehörigen Strahles und richtet ihn empor, der schwächere Musculus depressor desselben Trägers setzt an dem Processus tegens des vorhergehenden Strahles an und wird von den Processus laterales vor einem caudalen Ausgleiten bewahrt und von dem folgenden Muskel abgesondert. Die Schaftglieder selbst sind untereinander sowie mit den distalen Tragstücken, ebenso die Träger untereinander und mit den Gonapophysen und dem Skelettstab durch Bandmasse verbunden. Die Bandmasse, die von Gonapophyse zu Gonapophyse und Träger zu Träger zieht, setzt sich auch caudal-distalwärt fort, gewinnt durch Einlagerung von Fett an Breite und drängt dadurch die Schwimmblase dorsal ab.

III. Kurzer Beitrag zur Kenntnis der Seitenorgane.

Die größeren Abhandlungen über die Systematik der Poeciliden geben an, daß diesen Fischen das Seitenorgansystem fehle oder bei ihnen nur wenig entwickelt sei. Im Gegensatz dazu stehen verstreute Notizen in den Einzelartikeln, die aber keine allgemeine und genaue Beschreibung bringen.

Solger (1880) teilt die Seitenorgane in drei Gruppen ein: Die Nervenendhügel liegen entweder frei oder befinden sich in offenen

Fig. 144—146.



Seitenorgane am Kopfe von *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Gthr.) ♂. *H* Hyomandibularkanal; *J* Infraorbitalkanal; *K* Commissur zwischen dem Supraorbitalkanal; *O* Occipitalkanal; *P* Kanal zum Pectorale. Fig. 145. Seitenorgane am Kopfe von *Petalosoma cultratum* (Reg.) ♂. *D* und *D'* Durchbohrungen; *O* Occipitalkanal; *S* Supraorbitalkanal; *W* Epidermiswulst zum Schutze der Sinnesorgane. Fig. 146. Seitenorgane am Kopfe von *Haplochilus Chaperi* ♂. *D* und *D'* Durchbohrungen; *K* Commissur zwischen den (*S*) Supraorbitalkanälen.

oder in geschlossenen Kanälen, von denen erstere phylogenetisch die älteren sind. Die Teleostier besitzen Sinnesknospen in geschlossenen Kanälen, durchlaufen aber in ihrer Ontogenie alle drei Stadien. Von einzelnen Formen ist indessen bekannt, daß sie zeitlebens auf einem phylogenetisch älteren Entwicklungsstadium stehen bleiben können. Diesen abweichenden Arten reihen sich nach meinen Untersuchungen die Zahnkarpfen an, da alle drei Stadien in dem Seitenorgansystem des erwachsenen Tieres vertreten sind. Eine weitere Besonderheit bietet die auffällige Größe einzelner Sinnesknospen (Fig. 144—146), die bei den meisten Exemplaren sogar mit bloßem

Auge sichtbar sind. In anderen Fällen freilich, oft bei derselben Art, lassen sie sich auch mit der Lupe nicht wahrnehmen. Im Gegensatz zu diesen am Kopfe befindlichen Sinnesknospen sind die des Rumpfes äußerst klein. Merkwürdig war ferner eine deutlich erkennbare Furche in der Mitte jedes Nervenendhügels, wodurch dieser das Ansehen einer Kaffeebohne erhielt. Sodann entsprachen den in offenen Kanälen oder vielmehr Gruben gelegenen Sinnesorganen lappenförmig vorspringende Epidermiswülste, die in der Entwicklung, in dem Überwachsen der Seitenkanäle, stehen geblieben

Fig. 147.

Schnitt durch den Infraorbitalkanal, die Nase und den Supraorbitalkanal von *Xiphophorus strigatus* (Regan) ♂. *C* Sinnesepithel der Nase; *D* Divertikel der Nase; *E* Epithel; *J* Infraorbitalkanal; *S* Supraorbitalkanal.

sind, sich nunmehr wie eine Art Deckel vor den Rändern der Einsenkung erheben und dem Schutze der Seitenhügel dienen (Fig. 145 bis 146).

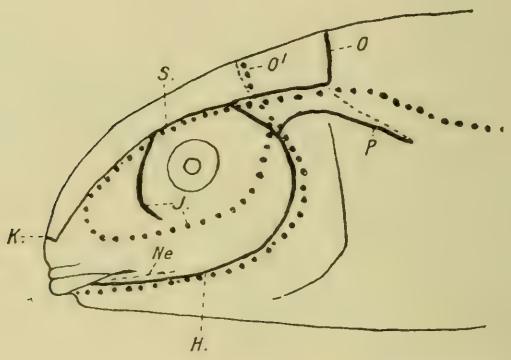
An diese allgemeinen Angaben seien gelegentliche Notizen über die Lage und Ausbildung des Seitenorgansystems bei den einzelnen Formen angefügt. Bei allen untersuchten Arten ist ein sich mehr oder weniger schließender Hyomandibularkanal (*H*) vorhanden, der am Unterkieferende mit dem der anderen Seite in Verbindung steht. In ihm zählte ich bei *Belonesox* 12 Sinnesorgane im horizontalen

Ast, nämlich dem Mandibularkanal, 5 im aufsteigenden, dem Opercularkanal. Rostralwärts mündet der Mandibularkanal in freie Sinnesorgane, deren ich bei *Belonesox* noch drei, bei *Xiphophorus* und *Platypoecilus* zwei, bei *Cnesterodon* und *Pseudoxiphophorus* eins fand. Neben dem vorderen Ende des Mandibularkanals scheint nach außen noch eine kurze Einsenkung (*Ne*) zu liegen, die Nervenendknospen trägt. Der aufsteigende Ast des Hyomandibularkanals gabelt sich in zwei Äste. Der erstere (*P*) führt geschlossen oder offen entlang des dorsalen Randes des Kiemendeckels bis zu der Brustflosse (Fig. 144), in deren Region er ein großes, freies Sinnesorgan aufweist. Bei *Petalosoma cultratum* ist der Kanal längs des Kiemendeckels geschlossen und läßt vier Sinneshügel durchschimmern; dann folgen noch zwei freie Nervenendhügel. Weiter caudalwärts geht diese Verzweigung in die Linea lateralis über. Eine zweite Verbindung (*D*) führt mittels einer Durchbohrung zu dem Supraorbitalkanal. Eine gleichartige Verbindung zwischen Infra- und Supraorbitalkanal (*Haplochilus!*) besteht vor dem Auge (*D'*) (Fig. 145, 146). Diese Commissuren können auch teilweise oder ganz offene Kanäle darstellen. Was den Infraorbitalkanal (*J*) anbetrifft, so ist der aufsteigende Ast vor dem Auge vorhanden (Fig. 144, 147), in dem ich bei *Belonesox* vier Sinnesknospen, bei *Pseudoxiphophorus* drei zählte. In dem übrigen Teile des Kanals fanden sich bei einem *Xiphophorus* und einem *Poecilia reticulata*-Männchen auf Schnitten keine Seitenorgane. Danach scheint ein vollständiger Infraorbitalkanal den viviparen Zahnkarpfen zu fehlen (?). Von allen diesen Rinnen zeigt nur der Supraorbitalkanal (*S*), der allein bei *Haplochilus sexfasciatus* und *Poecilia latipinna* von Schuppen überdeckt ist, stets das Bild zweier typischer offener Gruben. Die eine liegt am Hinterrande des Auges in der Form eines nach der Mitte und dem Schwanze zu offenen Hufeisens. Es weist stets drei Sinnesorgane in bestimmter Lagerung auf (Fig. 145—146). Die zweite Einsenkung beginnt in der Höhe der Augenmitte und erstreckt sich weit nach vorn. Auch sie enthält drei Nervenendhügel in ganz regelmäßiger Anordnung, von denen einer in Figur 147[1] (von einem *Xiphophorus strigatus*-Männchen, dessen Seitenorgane makroskopisch nicht sicht-

[1] Auf diesem Schnitte wird neben einem weiteren Nervenendhügel aus dem Infraorbitalkanal das Sinnesepithel der Nase sichtbar, deren Öffnung im vorderen Winkel des Oberkiefers liegt und in einen Hohlraum führt, der sich am oberen Augenrande öffnet. Die dorsale Wand der Höhlung erscheint scharf abge-

bar waren) quer getroffen ist. Auf dem Oberkiefer besteht eine Commissur zwischen den beiden Supraorbitalkanälen (*K*), die auf Abbildung 144, 146 durch freie Sinnesorgane angedeutet ist. Auf dem occipitalen Abschnitte ist eine zweite Verbindung (*O*) zwischen den Supraorbitalkanälen und vielleicht auch mit der Linea lateralis durch freie Seitenorgane vorhanden, deren ich bei *Belonesox*, *Platypoecilus* und *Xiphophorus* je drei, bei *Pseudoxiphophorus* je drei oder

Fig. 148.



Seitenorgansystem des Cyprinodontidenkopfes. (Punktiert ist der normale Verlauf nach Merkel, mit Strichen sind unsichere, aber wahrscheinliche Verzweigungen angedeutet.) *H* Hyomandibularkanal; *J.* Infraorbitalkanal; *K* Commissur zwischen den *S* Supraorbitalkanälen; *O* und *O'* Occipitalkanäle; *P* Kanal zur Brustflosse.

zwei, bei *Petalosoma*, *Cnesterodon* je zwei zählte. Der dorsale Teil des Kopfes wird von wenigen großen Schuppen bedeckt, die von denen am übrigen Körper abweichen, und die bei *Haplochilus rubrostigma* (Day) eine Menge größerer und kleinerer Poren besitzen. Hier liegt auch jener Occipitalfleck, dessen Reaktion auf Licht und Dunkelheit Miehe (1911) feststellte, und der systematisch verwertbar zur Erkennung der *Haplochilus*-Arten ist.

Abschließend sei noch einmal eine Übersicht der Lage und Verzweigung der Kopfkanäle und ein Vergleich mit anderen Knochen-

---

schnitten. Unter ihr liegt eine Leiste mit besonders hohem Sinnesepithel, das im Querschnitt etwa 10 dicht gedrängt stehenden Seitenorganen gleicht. Ob diese Gestalt tatsächlich auf eine Lokalisierung von Nervenhügeln zurückgeht oder durch Zusammendrängen der Falten des Nasenepithels entsteht, bleibt dahingestellt. Von dieser eigentlichen Nasenhöhle gliedert sich ein Blindsack (*D*) ab, der sich an der Außenseite ventralwärts erstreckt.

fischen dadurch gegeben, daß in Merkels Schema (Fig. 148) neben dem punktierten normalen Verlauf der schematisierte Verlauf der Kanäle bei den Cyprinodontiden eingetragen ist.

Am Rumpfe (*Xiphophorus strigatus*) lagern die segmental angeordneten Nervenendhügel in drei Reihen, einer mittleren, dorsalen und ventralen. Ob indessen die Seitenorgane immer diese Anordnung innehalten oder überhaupt vorhanden sind, ist fraglich. Bei *Haplochilus rubrostigma* z. B. sah ich makroskopisch von ihnen keine Spur.

IV. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Während das vielgestaltige Gonopodium, das stets von dem 3.—5. Analstrahle gebildet wird, nur eine Gleitschiene darstellt, ist es nach Garman bei *Jenynsia* und *Anableps* zur Bildung einer Röhre und zur Verlängerung des Urogenitalganges in diese, also zur Entwicklung eines »Penis« gekommen. Das einfachste, gewissermaßen das Urgonopodium, hat *Petalosoma cultratum*, das komplizierteste *Phalloptychus januarius*, das durch Ausbildung einer halbgeschlossenen Röhre für das Sperma zwischen dem »Penis« von *Jenynsia* oder *Anableps* und den übrigen Gonopodien vermittelt.

2. Die Gattungen *Mollienisia* und *Akanthophaeclus* sind zu streichen und die Arten der Gattung *Poecilia* unterzuordnen. Ebenso muß das Genus *Phalloceros* mit der Species *januarius*, wie schon Philippi fordert, fallen. Die Art gehört zu der Gattung *Glaridichthys*. *Platypoecilus* und *Xiphophorus* stehen sich auf Grund ihrer Anatomie und ihrer Fähigkeit, sich zu kreuzen, so nahe, daß sie als einer Gattung zugehörig zu betrachten sind. *Girardinus denticulatus* wird der Gattung *Cnesterodon* (?) zugezählt. *Glaridichthys uninotatus* (Eig.) ist ein *Girardinus*. Für *Glaridichthys decem-maculatus* (Phil.) wird ein neuer Genusname »*Gulapinnus*« eingeführt. *Glaridichthys* (*Girardinus*) *reticulatus* ist eine Farbenvarietät von *Glaridichthys januarius*.

3. Die postembryonal einsetzende, mehr oder weniger ausgesprochene Wanderung des Gonopodiums wird durch die Ausbildung der Gonapophysen und durch die Verlängerung der Rippen verursacht. Die Schwanzbögen, Hämapophysen plus Processus spinosi, dehnten sich ursprünglich weiter nach vorn in die Region des Rumpfes aus, und es erfolgte eine caudal fortschreitende Reduction der Schwanzwirbel und ein caudal gerichtetes Ausdehnen des Rumpfes durch Ausbildung von Parapophysen plus Rippen, ein Vor-

gang, der sich noch bei den Cyprinodontiden postembryonal abspielt. Durch die Ausbildung des weit rostral gelegenen Gonopodiums werden die Träger verlängert und noch besonders modifiziert, suchen an den später im Rumpfe gelegenen Hämapophysen plus Processus spinosi Halt und wirken so deren Rückbildung entgegen. Diese werden noch stärker als sonst durch die Träger in Anspruch genommen und dadurch aus den normalen Hämapophysen plus Processus spinosi zu den Gonapophysen verwandelt, die, dem auf sie ausgeübten Drucke entgegenwirkend, sich nach vorn durchbiegen und dabei die Träger zusammen- und vorwärtsschieben. Dieser ontogenetisch sich rekapitulierende Vorgang, der bei den einzelnen Arten in verschiedenem Grade durchgeführt wird, greift auf die in der Region der Analis gelegenen Rippen über, die ihrerseits sich nach vorn verlängern und so eine dem Sternum homologe Bildung anbahnen. Sie bedingen ein noch weiteres Vorrücken des Gonopodiums und auch der von der Wanderung ergriffenen reduzierten oder für das Copulationsorgan verlängerten Bauchflossen, an deren Basale metapterygii sich beim Männchen ein Processus carinalis für den Musculus carinalis anterior ausbildet. Nach Philippi werden Eingeweide, Blutgefäße und Nerven ebenfalls verlagert. Im Gegensatz zu dieser Vorwärtsbewegung tritt ein caudal gerichtetes Wachstum der in der Region der Gonapophysen gelegenen Schwimmblase ein und damit eine Neubildung von Parapophysen plus Rippen und von Processus uncinatoïdei zum Schutze der Schwimmblase. Die erst sekundär entstandene Verlängerung der Rippen verursacht eine ausgiebigere Wanderung des Gonopodiums, als die Hämapophysen durch ihr Vorwärtsbeugen zu bewirken vermögen. Dadurch wird die Afterflosse aus dem Bereiche der Gonapophysen gerückt, und nun kann eine sekundäre Reduction der Gonapophysen stattfinden, die känogenetisch vor der Wanderung und Verlängerung der Rippen auftritt. Einzelne Rudimente von Gonapophysen bei solchen Formen sind als atavistische Bildungen aufzufassen. So findet das Gesetz von Wirkung und Gegenwirkung an dem anatomischen Bau der viviparen Cyprinodontiden eine anschauliche Illustration.

4. (Nach den Befunden an den Cyprinodontiden ist für die Teleostier eine Doppelnatur der Basalstümpfe anzunehmen, die einerseits zur Ausbildung von Hämapophysen mit ihren verlängerten und verwachsenen Enden, den Processus spinosi, und den Hämalfortsätzen (= untere Rippen), anderseits zu der Entwicklung von Parapophysen plus Rippen (obere Rippen) führen kann). Noch wahr-

scheinlicher ist, daß Hämapophyse und Parapophyse der Teleostier Bildungen sui generis sind, die nur infolge ihrer Lage Beziehungen zueinander vortäuschen.

5. Die Weibchen der viviparen Cyprinodontiden schließen den Rumpf mit einer modifizierten Hämapophyse ab, die Parapophysen mit Rippen trägt und beim trächtigen Weibchen dem Ovar nachzugeben vermag. Auch die folgende Hämapophyse ist im Zusammenhang damit modifiziert, und im Rumpfe sind durchgängig die letzten Wirbel mit Hämalfortsätzen, den Rudimenten der Hämapophysen, versehen. Der einzigartig erscheinende Bau der Wirbelsäule des *Pseudoxiphophorus bimaculatus*-Weibchens erweist sich bei einem Vergleich mit dem Knochengerüste der oviparen Formen als nahe verwandt mit dem der Haplochilen. Außerdem weicht nur noch *Anableps anableps* im Bau seiner Wirbelsäule völlig von den viviparen Zahnkarpfen ab.

6. Die von Philippi als Processus uncinatoïdei bezeichneten Auswüchse der Gonapophysen tragen Rippen und sind ihrer Lage und Funktion nach mit den Parapophysen identisch. Der Name ist demnach unzutreffend und wird auf eine zweite Art von Auswüchsen der Gonapophysen übertragen, die die Innenwand der Schwimmblasenzipfel schützen, den von den Trägern ausgeübten Druck auf die Gesamtheit der Gonapophysen verteilen und phylogenetisch jünger, aber ontogenetisch älter als die letzten Parapophysen sind. Formen, die lediglich Processus uncinatoïdei aufweisen, sind bei den Untersuchungen nicht gefunden worden. Nach dem Bau des Knochengerüstes repräsentiert *Petalosoma cultratum* wieder die ursprünglichste Form, *Gulapinnus decem-maculatus* die abweichendste. *Anableps anableps* besitzt zwar auch Gonapophysen, entfernt sich aber im übrigen weit von allen anderen Cyprinodontiden.

7. Die Wirbelzahl bei den einzelnen Species der Cyprinodontiden schwankt.

8. Vor den Gonapophysen hat sich noch eine Hämapophyse als sogenannter Skeletstab der Schwimmblase (bisher bei *Glaridichthys januarius* nachgewiesen) erhalten, ist aber in Rückbildung begriffen. Steht er bei *Petalosoma cultratum* noch in Verbindung mit der Wirbelsäule, so gibt er bei den anderen Formen postembryonal die Verbindung mit ihr auf. Bei *Poecilia reticulata* ist er kaum noch nachweisbar. *Gulapinnus decem-maculatus*, *Anableps anableps* und den übrigen Poeciliae fehlt er. *Poecilia amazonica* scheint ihn durch

vier Knochenstückchen ersetzt zu haben. Der Skeletstab kann nicht nur rückgebildet, sondern noch in seiner Form verändert sein (*Cnesterodon denticulatus*).

9. Die Schwimmblase der viviparen Cyprinodontiden ist auch beim Weibchen klammerförmig gestaltet, wird beim Männchen nur noch weiter, wie schon bekannt, in diesem Sinne ausgebildet und erreicht ihr Extrem bei dem *Pseudoxiphophorus bimaculatus*-Weibchen und den *Haplochili*.

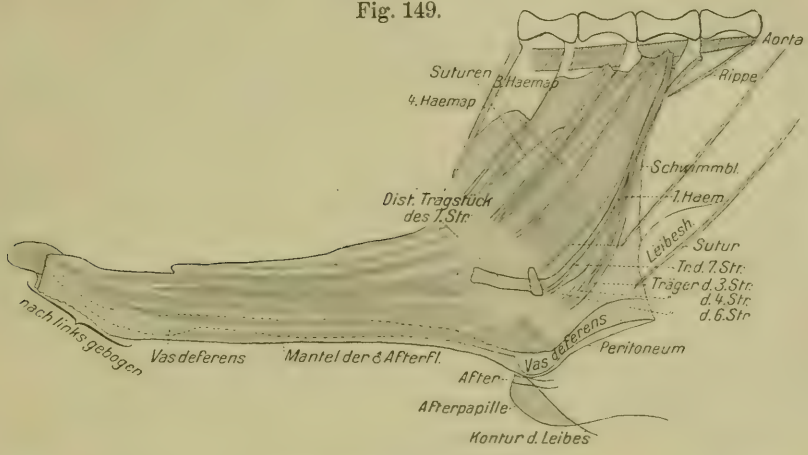
10. In der Lage und Ausbildung der Träger des Anale unterscheiden sich die oviparen Cyprinodontiden untereinander und von der oviparen Gattung *Lebias* und den viviparen Zahnkarpfen. Weiterhin muß sich der Trägerkomplex der Afterflosse bei den männlichen viviparen Zahnkarpfen, wie schon vorher erwähnt wurde, den veränderten Ansprüchen anpassen, und da *Anableps anableps* und *Gulapinnus decem-maculatus* eine anders gestaltete Wirbelsäule haben, so erklärt es sich auch, daß hier die freien Enden der proximalen Tragestücke nicht modifiziert sind. Bei *Petalosoma cultratum* ist diese Artikulation zwischen Träger und Gonapophyse angebahnt, bei *Belonesox belizanus* am weitesten fortgeschritten. *Anableps anableps* fällt auch im speziellen Bau und der Lage des Trägerkomplexes aus dem Rahmen der übrigen Cyprinodontiden heraus.

Der Arbeit seien einige Ergebnisse einer Nachuntersuchung von *Jenynsia lineata* (Gthr.) angeschlossen, die mir in den Rahmen dieser Abhandlung noch hineinzugehören scheinen, da weder der Bau des Copulationsorganes von *Anableps*, noch *Jenynsia* bisher eine genügende Beschreibung gefunden hat. Das Pärchen, das mir zur Verfügung stand, und das ich der Liebenswürdigkeit des Herrn C. T. Regan verdanke, stammt aus dem Rio Grande do Sul.

In beiden Geschlechtern setzen sich die Afterflossen aus 10 Strahlen zusammen, von denen beim Weibchen die ersten zwei überaus klein sind. Die Flosse des Männchens (Fig. 149) ist am Ende ein wenig nach links gebogen und vollkommen von einem Gewebe umhüllt, das auf den Löffel von *Poecilia* zurückzuführen sein wird. Aus diesem »Mantel« der männlichen Afterflosse ragt am distalen Ende eine »Zunge« heraus, die sich der linken Innenseite des »Mantels« eng angeschmiegt hat, und die auf ihrer rechten Seite eine napfartige Hohlfläche trägt, in die das »Vas deferens« aus-

mündet. Die Form der männlichen Afterflosse und die Lage der Ausflußstelle des Spermas erklären, warum *Jenynsia lineata* nur

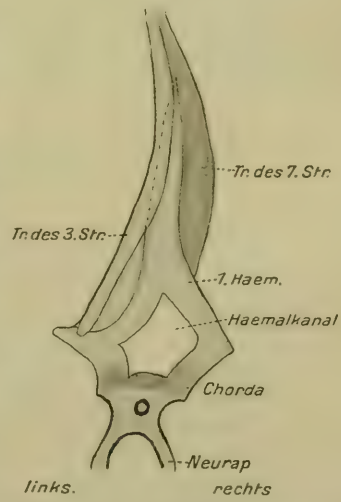
Fig. 149.



Jenynsia lineata ♂ (rechte Seite).

nach rechts seine Copulation auszuführen vermag. Diese einseitige Beweglichkeit hat noch zur Folge gehabt, daß das Vas deferens, das sich bis ans Ende des Copulationsorganes verlängert, im »Mantel« des Gonopodiums links neben dem 1.—4. Strahle verläuft und die Verkümmerung des 1., 2. und 5. Strahles verursacht hat. Die Strahlen, sechs bis acht, haben sich stark verdickt, teilweise ihre Gliederung verloren und wie der 3. bis 5. des Gonopodiums der übrigen viviparen Cyprinodontiden die Festigung und mit ihren Trägern die Bewegung der Flosse übernommen. Durch die Form der ersten fünf Strahlen bei *Jenynsia* wird der Gedanke nahegelegt, daß wir in dem 1. und 2. Strahle des Gonopodiums den 3. und 4. von *Jenynsia lineata* und in den ersten sechs des Spermatopodiums die ersten fünf von *Jenynsia* vor uns haben.

Fig. 150.



Vorderseite der mit den Afterflossenträgern zusammengewachsenen 1. Hämapophyse von *Jenynsia lineata* ♂.

Die Gelenke und Muskulatur der Afterflosse sind natürlich ebenfalls der Bewegung der Afterflosse entsprechend verändert. Etwas

Besonderes haben wir darin zu sehen, daß die proximalen Tragstücke der Träger vollkommen zusammengewachsen sind und so eine einheitliche Platte bilden, die sich in einem Bogen über die linke Seite der Hämapophysen, an denen sie Halt sucht, hinweglegt (Fig. 149). Die Träger nehmen also nicht die Mitte des Körpers ein, eine Lage, die unter dem Gesichtspunkte der einseitigen Bewegbarkeit des Gonopodiums verständlich wird. Die Träger des 3., 4., 6. und 7. Strahles haben die erste Hämapophyse geradezu umklammert (Fig. 150) und sind mit ihr völlig verwachsen. Gonapophysen von normaler Gestalt fehlen, da keine Wanderung der Afterflosse stattfindet. Die ersten drei Hämapophysen haben vielmehr ihre gewöhnliche Gestalt behalten und sind nur etwas kräftiger und länger geworden. Ferner ist die erste Hämapophyse, wie schon gesagt, mit dem Trägerkomplex verwachsen, hat den Hämalkanal etwas verengt und trägt ungleich starke Ansätze zu einer Parapophyse. Die Rippen sind natürlich nicht modifiziert worden, und die Schwimmblase hat, dem Bau der Wirbelsäule entsprechend, nicht die Form einer Wäscheklammer angenommen. Ebenso sind die Processus carinales des Basale metapterygii weggefallen. Von der Wirbelsäule des Weibchens ist erwähnenswert, daß zwischen den Rippen und den normalen Hämapophysen eine Hämapophyse sich einschiebt, die einen stark erweiterten Hämalkanal und einen überaus kurzen Dornfortsatz besitzt.

Allgemeine Literatur.

1902. Albrecht, A., Zur Entwicklung des Achsenskelettes der Teleostier. Diss. Straßburg 1902.

1835. v. Baer, K. E., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische.

1889. Baur, G., On the morphology of ribs and the fate of the actinosts of the median fins in Fishes. Journ. of Morphol. Vol. III.

1904. Boulenger, G. A., Fishes (Systematic account of Teleostei) in Harmer, Herdman, Bridge, Boulenger, Fishes, Ascidians etc. Cambridge Natural History 7.

1893. —— On the nature of »haemapophyses« in reply to some critisms of M. Dollo. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. XII.

1878. Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Knochenfische. Gegenbaurs Morphol. Jahrb. IV.

1909. Brohl, Engelbert, Die sogenannten Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XLV, S. 345—380.

1862. Bruch, Über eigentümliche Fortsätze der Fischwirbel, die von den Wirbelfortsätzen der höheren Tiere verschieden sind. Zeitschrift für wissensch. Zool. von Sieb. und Köll. Leipzig.

1910. Bütschli, Otto, Vorlesungen über vergleichende Anatomie.

1876. Claus, C., Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. 1. Rippen und unteres Bogensystem. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wissensch. zu Wien. I. Abt. Bd. LXXIV.

1894. Ducret, Contribution à l'étude du développement des membres, pairs et impairs des Poissons téléostéens. Type Trutta lacustris. Diss. Lausanne. 32 p. g. 2. Taf.

1896. v. Ebner, V., Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Sitzungsber. K. Acad. Wiss. Math. nat. 105.

1896. Eigenmann, Carl H., Sex-differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Archiv für Entwicklungsmechanik. IV. Bd. 1. Heft, S. 125—179.

1909. Gerardt, Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergebn. der Fortschritte der Zool. v. Spengel. Bd. I. Heft 2.

1895. Goeppert, E., Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII.

1879. Götte, A., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Scelettsystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 5. Teleostier. Archiv für mikr. Anat. Bd. XVI.

1904. Goodrich, Edwin S., On the Dermal Finrays of Fishes, Living and Extinct. Quart. Journ. micr. Sc. New Ser. Vol 47. p. 465—522.

1909. —— A treatise on zoology edited by Sir Ray Lankester. Vertebrata Craniata. First Fascicle. Cyclostomes and Fishes. London.

1886. Graber, Vitus, Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Wirbeltiere. Das Wissen der Gegenwart. Deutsche Univers.-Bibliothek für Gebildete. XLIV, p. 207—215.

1883. Grassi, B., Beiträge zur äußeren Kenntnis der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. VIII.

Günther, Handbuch der Ichthyologie.

1893. Harrison, R. G., Über die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Sceletteile in den Flossen der Teleostier. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLII, S. 248—279.

1896. —— Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleosteer ib. XLVI. Bd. 3. Heft, p. 500—578.

1879. Hasse, C. und Born, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. Leipzig.

1889. Hatschek, B., Die Rippen der Wirbeltiere. Verhandl. Anat. Gesellsch. Berlin.

1897. Hay, O. P., The structure and mode of development of the vertebral column. Science. N. S. Vol. IV.

1906. Hertwig, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena.

1901. Huber, O., Die Kopulationsglieder der Selachier. Inaug.-Diss. Basel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX.

1860. Hyrtl, Über Wirbelsynostosen und Wirbelsuturen bei Fischen. Sitzungsber. von der Wiener Acad. Math.-nat. Cl. XL. Bd, S. 273.

1891. Jordan, David Stark, Relation of temperature to vertebrae among fishes. Proceed. of the Unit. Stat. Nat. Mus. Vol. XIV.

1889. Jungersen, Hector F. E., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. zool. zoot. Institut Würzburg. Bd. IX.

1860. Kölliker, Albert, Über das Ende der Wirbelsäule bei Ganoïden und einigen Teleostiern. Leipzig.

1895. Kolzoff, N. K., Das primäre Scelett der Bauchflossen der Teleostier. Bulletin d. Naturalistes de Moscou. No. 4, p. 514—521.

Leydig, F., Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Abdruck aus den Zoologischen Jahrbüchern. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. VIII. Bd.

1864. Lotz, Th., Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV.

1880. Merkel, Fr., Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock.

1853. Müller, August, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Archiv für Anatomie und Phys.

1824. Rathke, Heinrich, Über den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Neueste Schrift naturf. Ges. Danzig. Vol. I.

1882. v. Rautenfeld, E., Morphologische Untersuchungen über das Scelett der hinteren Gliedmaßen von Ganoïden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat.

1839. Rosenthal, Friedrich, Ichthyotomische Tafeln. Berlin. Über die Bildung der Flossengräteu und ihre Verbindung mit dem Scelett. Reils Archiv für Physiologie. Bd. X. H. 2, S. 359—376.

1885. Ryder, J. A., An outline of a theory of the development of the unpaired fins of fishes. The Americ. Naturalist. Vol. XIX.

1885. —— The development of the rays of osseous fishes. il. p. 200—204.

1886. —— On the value of the fin rays and their characteristics of development in the classification of the fishes, together with remarks on the theory of degeneration. Proceed. of the Unit. Stat. Mus. p. 71—82.

1893. Scheel, C., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XX.

1893. v. Schmidt, Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. II.

1818. Schultze, C. A. S., Über die ersten Spuren des Knochensystems und die Entwicklung der Wirbelsäule in den Tieren. S. 343—344, 355.

1907. Scily, Ectodermale Differenzierungen und ihre organogenetische Bestimmung. Anat. Hefte. 1. Abt. XXXIII. Bd. S. 256—303.

1880. Solger, Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII, Heft 1, S. 95. Bd. XVII, Heft 4, S. 458. Bd. XVIII, Heft 13, S. 364.

Thilo, Otto, Die Gliedmaßen der Fische. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga. XXXIX. S. 96—106.

1896. —— Die Umbildung an den Gliedmaßen der Fische. Morphol. Jahrb. XXIV. Bd. 2. Heft. S. 287—355.

1898. Thilo, Otto, Ergänzungen zu meiner Abhandlung über die Umbildung an den Gliedmaßen der Fische. Morphol. Jahrb. XXVI. Bd. 1. Heft. S. 81—90.

1900. Ussow, S., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bull. Soc. Impér. des Nat. de Moscou. No. 112.

1909. Vogel, Richard, Die Entwicklung des Schultergürtels und des Brustflossenscelettes der Forelle (Trutta fario). Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. XLV. Bd. S. 499—541.

1871. Wiedersheim, R., Über das Becken der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. VII. Leipzig.

1889 u. 90. —— Über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. Bd. IV und V.

1892. —— Das Gliedmaßenscelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena.

1907. —— Einführung in die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Spezialliteratur.

*1829. Agassiz, L., Selecta genera et species piscium, quae in itinere per Brasiliana collegit. J. B. de Spix.[1]

1855. —— Discovery of viviparous fish. Americ. Journ. Science. Arts (2). Vol. XIX. p. 133.

1877. Agassiz, Al., On the young stages of some osseous fishes. I. Development of the tail. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. XIII.

1896. Alcock, New species of viviparous fish. Journal of the Royal Microscopical Society of London. I, p. 40.

1898. Bean, Notes on a collection of fishes from Mexico with description of new species Platypoecilus quitzevensis. Proceed. of the Unit. Stat. Nat. Mus. XXI, p. 539—542.

1898. —— Notes on Mexican fishes obtained by Dr. Carl Lumbholtz. Bulletin of the American Mus. of Nat. History. Vol. X. Art. 10. p. 165—168.

1903. —— Notropis brimleyi n. sp. from Cane River, North Carolina. ib. XXVI.

*1903. —— Catalogue of the fishes of New York. Bulletin of the New York Stat. Mus. No. 60. 56th ann. Rep. N. Y. St. Mus. Vol. III. p. 784.

1895. Berg, Carlos, Sobre peces de agua dulce nuevos ó poco conocidos de la República Argentina. Annales del Museo Nacional de Buenos Aires. IV, p. 121—166.

1897. —— Contribuciones al conocimiento de los peces sudamericanos. ib. V, p. 262—302.

1900. Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde (Zeitschrift). Verl. Wegner, Stuttgart.

1897. Boulenger, F. R. S., On a collection of fishes from the Island of Marajo. Brasil. Annals and Magazine of Nat. Hist. (6). Vol. 20 II. p. 294—299.

[1] Es werden nur die Arbeiten angeführt, die noch nicht in Garmans Index (1895) angegeben sind. Die Artikel, die ich mit einem Stern gekennzeichnet habe, habe ich nicht gelesen.

1897. Boulenger, F. R. S., Viaggio del Dott. Alfredo Borelli nel Chaco boliviano e nella Republica Argentina. III. Poissons. Bolletino dei Musei de Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino. Vol. XII. No. 279.

*1899. —— Viaggio del Dr. E. Festa nel Darien. Poissons de l'Amérique Centrale. ib. Vol. XIV. No. 346.

1901. —— Diagnosis of new fishes discovered in the Nil. Annals and Magazine of Nat. Hist. (VII). Ser. 8. II, p. 444—446.

1901. —— Report on the collection of fishes made by Mr. J. E. S. Moore in Lake Tanganyika during his expedition 1895—1896 with an appendix by J. E. S. Moore. Transactions of the Zoological Society of London. Bd. XV, p. 1—30.

1901. —— Second contribution to the ichthyology of lake Tanganyika. — On the fishes obtained by the Congo Free State expedition under Lieutenant Lemaire in 1898. ib. 15. p. 87—96.

1901. —— Third contribution to the ichthyology of Lake Tanganyika. Report on the collection of fishes in Lake Tanganyika and Kivu during the second expedition 1899—1900. ib. p. 137. Vol. XVI.

1902. —— List of the fishes, batrachians and reptiles collected in the Provinces of Mendoza and Cordova, Argentina. Annales of Natural History (7). Vol. IX. No. 53. p. 336—339.

1903. —— Description of new freshwater fishes from South Cameroon. ib. 7. Sér. 12. Vol. II. p. 435—441.

1904. —— A Synopsis of the suborders and families of Teleostean fishes. ib. (7). Vol. XIII. p. 161—190.

1904. —— Description of new West-African freshwater fishes. ib. (7.) 14. V.

1904. —— Fishes (systematic account of Teleostei) in Harmer, Herdmann, Bridge, Boulenger, fishes, ascidians etc. Cambridge Natural History 7.

1904. —— On a new Cyprinodontid fish from Egypt. Annals and Magazine of Natural History (7). Vol. XIV. p. 130—136.

1904. —— Übersicht der Unterordnungen und Familien der Teleostier. Übersetzt von Dr. F. Hilgendorf. Archiv für Naturgeschichte. 7. Bd. I.

1905. —— A List of freshwater fishes of Africa. Annals and Magazine of Natural History (7). Vol. XVI. p. 51—52. Fourth contribution of the Ichthyology of Lake Tanganyica. — Report on the collection of fishes in Lakes Tanganyica and Kiwu during the third expedition. 1904—1905. Transactions of the Zoological Society of London XVII. Bd. I. p. 537—600.

*1906. —— Viaggio del Dr. E. Festa nella Republica dell' Ecuadore regioni vicine XIV. No. 335. Poissons de l'Equateur. Bolletino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata dell R. Univ. di Torino.

1908. Boulenger, G. A., Descriptions of two new Cyprinodontid fishes from West-Africa. Annals and Mag. of Nat. Hist. VIII. Ser. 2. II. p. 29—30.

1910. —— On a large collection of fishes in the Quanza and Bengo Rivers, Angola. Annals and Magazine of Natural History. VIII. S. 6. Bd. II. p. 538—561.

1892. Boyer, Report on the Dredging operations of the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico and in the Gulf of California in charge of Alexander Agassiz. Bulletin of the museum of Comparative Zoology. Vol. XXIII. p. 1—8.

1900. Brandes, Ein neuer viviparer Fisch. Zeitschrift für Naturwissenschaften. Vol. LXXIII.

Brehm, VIII. S. 279. III. Auflage.

*1898. Brice, John J., Report on the Fish and Fisheries of the costal waters of Florida. Rep. of Commiss. f. 1896. United States Fish and Fisheries. P. 22. p. 263—342.

*1898. —— Report on the Fisheries of Indian River, Florida. United States Comm. Fish and Fisheries. P. 22. Com. f. 1896. p. 223—263.

*1904. Carlton, Fr. C., The color-change of some fishes: The Summers Work of the Woods Hole Laboratory of the Bureau of Fisheries (Former U. S. Fish. Commission). Report to the Commissioner of fisheries by the Director of the Laboratory. — Science. New (2) serie. Vol. XIX. No. 476. p. 245.

1903. Cockerell, T. D. A., Three fishes new to the fauna of New Mexiko. Proceedings of the Biolog. Society of Washington. Vol. XVI. p. 49.

1906. Cole, L. J. and Thomas Barbour, Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. Vol. L. p. 99—160. Vertebrata from Yucatan.

1887. Cunningham, J. T., The eggs and larvae of Teleosteans: Transaction of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXXIII.

1900. —— Sexual dimorphismus in animal kingdom. London.

*1895. Dean, Fishes, living and fossil. New York.

*1898—1900. Delfin, Frederico T., Catálogo de los Peces de Chile. Rev. chil. Hist. nat. T. 2. p. T. 3.

1910. Der praktische Zierfischzüchter, Zeitschrift, Verl. E. Marré, Leipzig.

*1907. Dine, Van, L., A valuable account of the successful introduction of Texas top-minnows as natural ennemies of mosquitos. Bulletin of the Hawai Exp. Station. Bd. XX.

1855. Dowler, B. and Agassiz, Discovery of viviparous fish in Louisiana. Americ. Journal Scienc. Arts (2). Vol. XIX.

1902. Dugès, Alfred, Gambusia infans. Memorias y revista de la sociedad cientifica »Antonio Alzate«. T. XVII. p. 121—123.

1905. —— Rôle des nageoires chez les poissons. ib. T. XXII. p. 217—220.

*1894. Eigenmann, On the viviparous fishes of the Pacific coast of North-America. Bulletin of the Unit. Stat. Fish. Comm. 12. for 1892.

1905. —— The fishes of Panama. Science. New Series. Vol. XXII. p. 18—20.

*1907. —— On a collection of fishes from Buenos Aires. (Contributions zool. Lab. Indiana Univ. No. 80.) Proceedings Washington Academie Science 8. p. 449—458.

1907. —— On further collections of fishes from Paraguay (Contributions zool. Lab. Indiana Univ. No. 65). Ann. Carnegie Mus. Vol. IV. (Publ. Carnegie Mus. No. 49.) p. 110—157 (p. 143).

1907. —— The Poecilidae fishes of Rio Grande do Sul and the La Plata Basin. Proceed. of the Unit. Stat. Nat. Mus. XXXII. p. 425—433.

1907. Eigenmann and Bean, Barton A., An account of Amazon river fishes. Proceed. of the Unit. Stat. Nat. Mus. Vol. XXXI. p. 659—668.

1903. Eigenmann and Kennedy, Clarence Hamilton, On a collection of fishes from Paraguay, with a synopsis of the American genera of Cichlides (Contr. zool. Dep. Indiana Univ. No. 56). Proceedings of the Academy of the Natural Science Philadelphia. LV. p. 497—537.

*1898. Evermann, B. W., Notes on fishes from the Tres Marias Islands, and Sinoloa and Jalisco Mexico. Proceed. of the Biological Soc. of Washington. XII. Bd. p. 1—3.

*1898. —— The fish fauna of Florida. Bullet. Unit. Stat. Fish. Comm. XVII. p. 201—208.

1908. —— Description of a new species of trout (Salmo Nelsoni) and a new Cyprinodont (Fundulus Meeki) with notes on other fishes from Lower California. Biological Society of Washington. Vol. XXI. p. 19—30.

1906. Evermann and Clark, H. Walton, New fishes from Santo Domingo. Proceedings of the United States National Mus. XXX. p. 851—855.

1908. —— Lake Cicott, Indiana and Notes on its Flora and Fauna. Biological Society of Washington. XXI. Bd. p. 213—218.

1910. —— Fletscher Lake, Indiana and its Flora and Fauna. ib. Vol. XXIII. p. 81—88.

1902. Evermann and Goldsborough, E. L., Notes on some Mexican fishes. Science. New Series Vol. XV. No. 384. p. 746—747.

1907. —— A Check-List of the freshwater fishes of Canada. Proceed. of the Biological Society of Washington. Vol. XX. p. 89—112.

1909. —— Notes on some fishes from the Canal Zone. ib. Vol. XXII. p. 95—103.

1910. —— Fourther Notes of fishes from the Canal Zone. ib. Vol. XXIII. p. 3—6.

*1900. Evermann and Kendall, Checklist of the fishes of Florida. Rep. Unit. Stat. Fish. Commiss. f. 1889. p. 37—103.

1907. —— Notes on a collection of fishes from Argentina South-America with descriptions of three new species. Proceedings of the United Stat. Nat. Mus. Vol. XXXI. 1. p. 67—108.

*Evermann and Marsh, M. C., Descriptions of new genera and species of fishes from Porto Rico. Rep. Unit. Stat. Fish. Comm. f. 1889. p. 353—362.

1900. Evermann et Norris, Allen A., Sobre algunas peixes de S. Paulo, Brazil. Revista do Musen Paulisto. Vol. IV. p. 349—364.

1909. Evermann and Radcliffe, Lewin, Notes on a Cyprinodont (Orestias Agassizzi) from Central Peru. Proceedings of the Biological Soc. of Washington. Vol. XXII. p. 165—170.

* Fowler, Henry W., Gambusia. New Jersey Science. No. 9. Vol. XXVI. p. 639.

1903. —— Life colors of Poecilia limantouri and description of a new Heros from Mexico. Proc. of the Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. LV. p. 320—323.

1906. —— Some cold blooded vertebrates of the Florida Keys. ib. Vol. LVIII. p. 77—113.

1907. —— Records of Pennsylvania fishes. The American Naturalist. Vol. XLI. p. 5—21.

1910. —— Little known New Jersey fishes. Proceed. of the Acad. Nat. Scienc. Philadelphia. Vol. LXII. p. 599—602.

1911. —— Some fishes from Venezuela. ib. Vol. LXIII. P. 2. p. 419—439.

1911. —— The fishes of Delaware. ib. Vol. LXIII. P. 1. p. 3—16.

1895. Garman, H., Sexual rights and lefts. The American Naturalist. Vol. XXIX. p. 1012—1014.

1895. —— The Cyprinodonts, Cambridge.

1896. —— Cross fertilisation and sexual rights and lefts among vertebrates. The American Naturalist. Vol. XXX. p. 232.

*1900. Gilbert, Charles H., Resultats of the Branner-Agassiz expedition to Brazil III. Proceed. of the Washington Acad. Sc. Vol. II. p. 161—184.

1898. Gilbert and Scofield, Normann Bishop, Notes on a collection of fishes from the Colorado Basin in Arizona. Proceed. of the Unit. Stat. Nat. Mus. Vol. XX. p. 487—499.

1858. Gill, Theodor, Synopsis of the freshwater fishes of the western portion of the Island of Trinidad. Annals of the Lyceum of Natural Hist. of New York. VI. p. 366—368.

1895. —— Note on the nomenclature of the Poeciloïd fishes. Proceed. of the Unit. Stat. Nat. Mus. Vol. XVIII. p. 221—224.

* ? —— Elaborate account of Note worthy Extra European Cyprinids, a comparative study of dacs, minnows, roach, hornyheads and shiners of America and Asia, Smithsonian Miscellaneous Collections.?

1856. Girard, Ch., Researches upon the Cyprinoïd fishes inhabiting the freshwaters of the United States, west of the Mississippi. Proceed. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia.

1906. Glover, M. Allen, Cope, L. J. and Thomas Barbour, Vertebrata from Yucatan. Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. Vol. L. p. 99—160 (p. 155—157).

1909. Goodrich, E. S., A treatise on zoology. Edited by Sir Ray Lankester. Vertebrata craniata. First fascicle. Cyclostomes and fishes. London.

1906/7. Gregory, William K., The orders of Teleostomous fishes. Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. XVII. p. 437—508.

1870. Hensel, R., Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltiere Südbrasiliens. Jg. 36.

1850. Hyrtl, Joseph, Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische Denkschriften der Akademie der Wissensch. Math.-nat. Kl. Vol. I.

*1893. v. Ihering, H., Die Süßwasserfische vom Rio Grande do Sul viell. in Kosewitz, Deutscher Volkskalender für Brasilien, Porto Allegre. p. 28.

1880. Jordan, David S., Description of new species of North American fishes. Proc. of the Unit. Stat. Nat. Mus. II. p. 235—241.

1896. Jordan and Evermann, Barton Warren, Fishes of North and Middle America. Vol. I a. IV. 1900. Bull. of the Unit. Stat. Nat. Mus.

*1897. —— A checklist of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America. Rep. Comm. Unit. Stat. Fish. Comm. P. XXI. p. 207—584.

*1898. —— The fishes of North and Middle America. Part II. Washington. Goot. Print. Off. 1898. 8° XXX. p. 1241—2183. IV. T. 1900. p. 3151—3156 and Fig. 271—304.

1877. Jordan and Gilbert, Charles, On the genera of North American freshwaters fishes. Proc. of the Ac. of Nat. Science of Philadelphia. p. 83.

1883. —— List of fishes new in the Museum of Yale College collected at Panama with description of three new species. Bullet. Unit. Stat. Nat. Mus. V. p. 620—632.

1908. Jordan and Richardson, Robert Earl, Description of a new species of Killifish Lucania browni from a hot spring in lower California. Proc. of the Unit. Stat. of Nat. Mus. XXXIII. p. 319—321.

1900. Jordan and Snyder, John Otterbein, On fishes of Mexico. The American Naturalist. Vol. XXXIV. p. 667—668.

1899. —— Notes on a collection of fishes from the rivers of Mexico with description of twenty new species. Bull. Unit. Stat. Fish. Comm. Vol. XIX. p. 115—147.

1901. —— A list of fishes collected in Japan by Keinosuke Otaki and by the United States Steamers Albatros. Vol. XXIII. p. 335—380. Proc. of the Unit. Stat. of Nat. Mus.

1907. —— A review of the Poeciliidae or Killifishes of Japan. ib. Vol. XXXI. p. 287—290.

1905. Jordan and Starks, Edwin Chapin, On a collection of fishes made in Korea. ib. Vol. XXVIII. p. 193—212.

1860. Kner, Über den Flossenbau der Fische. XLI. S. 807. XLII. S. 232—260 und 759—786. Ber. der Wiener Akad. der Wissensch. Math.-nat. Klasse.

1913. Krüger, Berthold, Weitere Mitteilungen zur Kenntnis der Schlafstellungen bei Süßwasserfischen. Biolog. Centralblatt. Bd. XXXIII. Nr. 1.

1895. Lahille, F., Lista de los pescados recognidos en los alrededores de La Plata (Provinzia Buenos Aires). Revista de Museo de La Plata. Vol. VI. p. 273.

*1901. Laube, Synopsis der Wirbeltierfauna der Böhmisch. Braunkohlenformation und Beschreibung neuer oder bisher vollständig unbekannter Arten. Prag. S. 28—31.

1861. Le Conte, Anableps dovii. Proc. of the Acad. of Nat. Sciences of Philadelphia. Vol. III. p. 21.

1900. Löb, J., The poissons character of a pure NaCl solution. Amer. Journ. Physiol. III.

1901. Lönnberg, Einar, Pisces. Bronns Klassen und Ordnungen.

1903. —— On a collection of fishes from the Cameroon containing new species. Annals and Magaz. of Natural Hist. 7. S. XII. Bd. II. p. 37—45.

1883. Lortet, L., Études zoologiques sur la Faune du Lac de Tibériade suivis d'un aperçu sur la faune des Lacs Antioche et de Homs. I. Poissons et reptiles du Lac de Tibériade et de quelques autres parties de la Syrie. Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. Tome 3. p. 99—195.

1896. v. Martens, Unterschied zwischen Rechts und Links bei einigen Fischen. Sitzungsbericht der Gesellsch. Naturforsch. Freunde z. Berlin. S. 8—10.

1897. Mazza, Felice, Ricerche morfologiche sulla Lebias calaritana. Boll. Atti Soc. linguet. Sc. nat. geogr. Genova. Vol. VIII. p. 330—339.

1902. —— La Lebias calaritana. ib. Vol. XIII. p. 181—223.

1906. —— Sulle branchie supplementari di alcuni Cypronodonti. Atti. Congr. Natural. Ital. (Zool. Jahrb. 1907. Vertebr. S. 212).

1906. Mcindoo, N. E., On some fishes of Western Cuba. Proc. of the Acad. of Nat. Scienc. of Philadelphia. Vol. LVIII. p. 484—488.

1902. Meek, Seth Eugene, A contribution to the ichthyology of Mexico. Field Columbian Museum. Public. 65. Vol. VIII. No. 6. Zool. Series. p. 63—130.
1902. —— Notes on a collection of cold blooded vertebrates from Ontario. ib. Publ. 67. Vol. III. No. 7. p. 131—140.
1903. —— Distribution of the freshwater fishes of Mexico. The American Naturalist. Vol. XXXVII. p. 771—784.
1904. —— The freshwater fishes of Mexico, North of the Isthmus of Tehuantepec. Field Columbian Museum. Publ. 93. Zool. Ser. Vol. V. LXIII. p. 252.
1905. —— A collection of fishes from the Isthmus of Tehuantepec. Proc. of the Biological Soc. of Washington. Vol. XVIII. p. 243—246.
1907. —— Notes on freshwater fishes from Mexico and Central America. Field Columb. Mus. Publ. No. 124. Zool. Ser. Vol. VII. No. 5. p. 131—157.
—— Synopsis of the Fishes of Great Lakes of Nicaragua. ib.
1911. Miehe, H., Über den Occipitalfleck bei Haplochilus panchax. Biologisches Zentralblatt. XXXI. Bd. Nr. 23. S. 723—733.
1907. Miller, Newton, The fishes of the Montagua River, Quatemala. Bull. of the Americ. Mus. of Nat. History. Vol. XXIII. p 95—123.
* Moenkhaus, W. J., The development of the hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. Amer. Journ. Anat. Vol. III. p. 29—66.
1892/93. Natur und Haus, Zeitschrift.
1906. Neveu-Lemaire, M., Les Poissons des lacs des Hauts Plateaux de l'Amérique du Sud. Paris. Mission Créqui, Montfort et Sénéchal 1.
*1901. Osburn, Raymund C., The fishes of Ohio. Bulletin of Ohio State Univers. Ser. 5. No. 20.
*1904. Pellegrin, Jacques, Bull. Society Zoology. XXIX. p. 90. (C. R. Acad. des Sciences 1904.)
1904. —— Poissons nouvelles dans l'État de Jalisco (Mexico). Muséum d'Histoire Naturelle. Paris. Bull. 7. p. 204—207.
1904. —— Cyprinodontides nouveaux du Congo et de l'Oubanghi. ib. p. 221—223.
1906. —— Collections recueillies par M. E. Haug dans l'Ogôoué. ib. XII. Bd. p. 467—471.
1906. —— Les poissons des lacs des Hauts Plateaux de l'Amérique du Sud. Paris. Mission Créqui, Montfort et Sénéchal 1.
1907. —— Poissons du Sud Cameroun recueillis par la mission Cottes. Bull. du Muséum d'Histoire Naturelle. Vol. XIII. p. 319—332.
1908. —— Collections recueillis par M. E. Haug dans l'Ogôoué. ib. Vol. XIV. p. 347—349.
1908. —— Poissons du Congo recueillis par la Mission d'étude de la Maladie du Sommeil. ib. Vol. XIV. p. 265—267.
1908. —— Poissons recueillis par M. le docteur Wurtz en Guinée française. ib. Vol. XIV. p. 204—209.
Philippi, Erich, Spermatophoren bei Fischen. Verhandlungen der zool. Gesellschaft. Bd. XVII. p. 105—108.
1904. —— Ein neuer Fall von Arrhenoïdie. Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin.

1906. Philippi, Erich. Ein neuer descendenztheoretisch interessanter Fall von Viviparität bei einem Teleostier. ib.

1906. —— Kurzer Beitrag zur Kenntnis der Teleostiergenera Glaridichthys (Garman) und Cnesterodon (Garman). ib.

1908. —— Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleostier Glaridichthys januarius und Glaridichthys decem-maculatus in ihrem Einfluß auf Lebensweise, makro- und mikroskopische Anatomie. Zool. Jahrb. Abteil. f. Morphol. 27.

*1880. Poey, Felipe, Limia cubensi. Anal. Soc. Esp. Hist. Nat. T. 9. p. 247.

1907. Pratt, Joseph Heyde, Fishes of North Carolina, a Review. Journal Elista Mitchell Scient. Soc. Vol. XXIII. p. 175—183.

1903. Regan, C. Tate, Description of new South Americana fishes in the collection of the British Museum. Annals and Magazine of Natural History (7). Vol. XII. p. 621—630.

1904. —— Descriptions of new or little known fishes from Mexico and British Honduras. ib. Vol. XI. p. 256—258.

1905. —— A collection of fishes made by Dr. H. Gadow in Southern Mexico. ib. Vol. XVI. p. 361—363.

1905. —— ib. ser. 7. Vol. XV.

1906. —— Description of new Cyprinodont fish of the genus Jenynsia from Argentina. ib. Vol. XVIII. p. 154.

1906. —— On the freshwater fishes of the Island of Trinidad. Proceedings of the Zoologic. Society of London. p. 378—393.

1907. —— Descriptiones of six new freshwater fishes from Mexico and Central America. Annals and Magazine of Natural History. VII. Ser. 19. Vol. I. p. 258—260.

1907. —— Diagnoses of new Central American freshwater fishes of the families Cyprinodontidae and Mugilidae. ib. p. 64—66.

1907. —— Biologica Centrali-Americana. Pisces 1 (System).

1908. —— A collection of freshwater fishes in Costa Rica. Annals and Magazine of Natural History. VIII. Ser. 2. Vol. II. p. 455—464.

1909. —— Description of three new freshwater fishes from South America. ib. VIII. Ser. 3. Bd. I. p. 234—235.

1911. —— The osteology and classification of the Teleostean fishes of the order Microcyprini. ib. Ser. 8. Bd. VII. p. 320—327.

*1907. Ribeiro, Dr. Alipio de Miranda, The fishes of Brazil. Morphology and physiology. Archivos do Museo Nacional (Rio de Janeiro) (Cyprinodont?).

1839. Rosenthal, Friedrich, Ichthyotomische Tafeln. 2. Aufl. Berlin.

1903. Rowntree, Walther. S., On some points in the visceral anatomy of the Characinidae with an enquiry into the relations of the ductus pneumaticus in the Physostomi generally. Trans. Linn. Soc. London (2) Zool. Vol. IX.

1885. Ryder, John, An outline of a theory of the development of the unpaired fines of fishes. The Americ. Naturalist. Bd. XXIX.

1886. —— On the value of the finrays and their characteristics of development in the classification of the fishes, together with remarks on the theory of Degeneration. Proc. Unit. Stat. Nat. Mus. ~~VIII.~~ 9. p. 71—82.

*1896. —— Development of viviparous minnows. Science. Vol. III. p. 779.

1880. Sauvage, M. H. E., Notice sur les poissons tertiaires de Céreste. Bulletin Soc. de la Géologique de France. (3). Vol. VIII. p. 439.

*1883. Sauvage, M. H. E., Note sur quelques poissons de la Martinique. Le Naturaliste. 5. Ann. No. 37. p. 292—293. No. 38. p. 299—300.

1891. —— Note sur quelques poissons recueillis par M. Letourneux en Epire, à Corfou et dans le lac Maréotis. Bull. de la Soc. Philomatique de Paris. 7. Ser. T. 4. p. 213.

1903. Schreiner, Carlos e Alipio De Miranda Ribeiro, A collecao de peixes do Musen Nacional do Rio de Janeiro. Vol. XII. p. 100—102.

1818. Schulze, Über die ersten Spuren des Knochensystems und die Entwicklung der Wirbelsäule in den Tieren. Deutsches Archiv für Physiologie. IV. S. 366.

*1905. Seale, Alwin, An account of succesful introduction from Galveston to Honolulu of three species of mosquitos eating fishes. Hawaïan Forester. Vol. II.

1904. Sharp, Benjamin and Fowler, Henry W., The fishes of Nantuckey. Proc. of the Nat. Sc. of Philadelphia. LVI. Bd. p. 504—549.

1907. Simroth, Heinrich, Die Pendulationstheorie. p. 194.

*1899. Smith and Bearn, Bartout, List of fishes known to inhabit the waters of Colombia and Vicinity. Bull. of the Unit. Stat. Fish. Comm. Vol. XVIII. p. 179—187.

1909. Stansch, K., Die Zahnkarpfen II, Eigebärende. Bibliothek für Aquarien- und Terrarienkunde. Heft 16.

1910. —— Die Zahnkarpfen I, lebendgebärende. ib.

1911. —— Die Zahnkarpfen II, lebendgebärende. ib.

*1904. Starks, Edwin Chapin, ? Biol. Bull.

1906. —— On a collection of fishes made by P. O. Simons in Ecuador and Peru. Proceed. of the Unit. Stat. Nat. Mus. Vol. XXX. p. 761—800.

1879. Steindachner, Zur Fischfauna des Magdalenen-Stromes. Sitzungsber. der Ak. der Wissensch. z. Wien. Bd. XXXIX. S. 19—78.

1881. —— Beiträge zur Kenntnis der Flußfische Südamerikas III und ichthyologische Beiträge XI. S. 97—100. Anzeiger der k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. XVIII.

1882. —— Beiträge zur Kenntnis der Flußfische Südamerikas. Denkschriften d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. XLIV. S. 9—10.

1906. Stockarrd, C. R., The development of Fundulus heteroclitus in solutions of Lithium Chlorid with appendix on its development in freshwater. Journal of Experimental Zoology. p. 99—120.

1909. —— Inhalt: Entwicklung von Fundulus heteroclitus beeinflußt von Mg. ib. S. 285—338.

1883/84. Thominot, Alexandre, Note sur un poisson de la famille des Cyprinodontidae. Bulletin de la Soc. Philomatique de Paris (7). Tome 8. p. 149.

1908. Thumm und Woltereck, Geschlechtsbestimmungen bei Warmwasserfischen. Internat. Revue der gesamt. Hydrob. und Hydrogr. Bd. I. Heft 3. S. 519—521.

1899. Vaillant, Léon, Note préliminaire sur les collections ichthyologiques recuiellies par M. G. 1897 et 1898 dans la Guayane française et le contesté francobrésilien. Muséum d'Hist. Nat. Bull. 5. No. 4. p. 154—156.

1900. —— Contribution à l'étude de la faune ichthyologique de la Guayane française et du contesté franco-brésilien. Archives, nouvelles, du Muséum d'Histoire Naturelle.

1911. Weymouth, Frank Walther, Notes on a collection of fishes from Cameron, Louisiana. Proc. of the Unit. Stat. Nat. Mus. Vol. XXXVIII. p. 135—45.
1904. Wochenschrift für Aquarien- und Terrarienkunde, Zeitschrift, Verl. Wenzel & S., Braunschweig.
*1901. Woodward, A. S., Catalogue of Fossil Fishes in the British Museum. (Natural History.) Part. IV. Lond. p. 294.
1861. Wymann, Proc. of the Acad. of Nat. Sc. Vol. III. p. 56.
1901. Zolotnisky, N., Les mœurs du Girardinus decem-maculatus, poisson vivipare. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. 3e Série T. IX. No. 5. p. 54—71.

Figurenverzeichnis.

Anableps anableps (Müll. u. Tr.) Fig. 30, 42, 56—59, 112—121.
Belonesox belizanus (Kner) Fig. 19, 29, 35—38, 41, 50, 64—76, 141.
Cnesterodon? denticulatus (Garm.) Fig. 18, 89—95.
Fundulus heteroclitus Fig. 98 u. 99.
- *gularis* Fig. 105—107.
Gambusia Holbrookii (Girard) Fig. 15 u. 16, 77.
Girardinus metallicus (Poey) Fig. 22.
- *uninotatus* (Eig.) Fig. 23.
Glaridichthys januarius (Phil.) Fig. 2, 24, 39, 40, 84—86.
Gulapinnus decem-maculatus Fig. 25, 26, 83.
Haplochilus calliurus (Reg.) Fig. 100—104.
- *Chaperi* (Sauv.) Fig. 98 u. 99, 146.
- *latipes* (Blkr.) Fig. 100—104.
- *rubrostigma* (Jerd.) Fig. 108—111, 139.
- *sexfasciatus* (Gthr.) Fig. 100—104.
Hemirhamphus fluviatilis (Blkr.) Fig. 43.
Jenynsia lineata Fig. 149, 150.
Petalosoma cultratum (Reg.) Fig. 7, 87, 145.
Phalloptychus januarius (Eig.) Fig. 27.
Platypoecilus maculatus (Gthr.) Fig. 17, 44—47, 78, 79.
Poecilia amazonica (Garm.) Fig. 8, 82, 138.
Poecilia caucana (Garm.) Fig. 10.
- *formosa* Fig. 13.
Poecilia latipinna Fig. 12, 28, 34, 48, 97.
- *reticulata* Fig. 3—6, 14, 96.
- *sphenops* (Val.) Fig. 11.
- *vivipara* (Bl. u. Schn.) Fig. 9, 88.
Pseudoxiphophorus bimaculatus (Gthr.) Fig. 20, 21, 51—55, 80—81, 100—104, 140, 143, 144.
Xiphophorus strigatus (Reg.) Fig. 1, 31—33. 49, 60—63, 142.

Inhalt.

Seite

Einleitung 193
I. Begattungsorgane . . . . . 194—225
a) Spermatopodium 194
b) Gonopodium . . . . . 194—225
1. Morphologie des Gonopodiums . . . . . 195—212
2. Funktion des Gonopodiums, die Liebesspiele und die sekundären äußeren Geschlechtscharaktere, die mit diesen im Zusammenhang stehen . . . . . 212—223
3. Entwicklung des Gonopodiums . . . . . 223—225
II. Anatomische Veränderungen, die durch die Entwicklung eines Gonopodiums bedingt sind. . . . . 225—284
a) Flossenträger. . . . . 225—239
1. Ihr normaler Bau, speziell beim Weibchen der viviparen Zahnkarpfen und bei den oviparen Cyprinodontiden . . 225—229
2. Ihr Bau beim Männchen der viviparen Zahnkarpfen . . 229—239
b) Wirbelsäule . . . . . 239—273
1. Ihr Bau beim Weibchen der viviparen Zahnkarpfen . . 239—243
2. Ihr Bau beim Männchen der viviparen Zahnkarpfen . . 243—269
3. Ihr Bau bei den oviparen Zahnkarpfen . . . . . 269—270
4. Allgemeine Betrachtungen über die Homologie der Parapophyse plus Rippe und der Hämapophyse, des Hämalfortsatzes und des Processus spinosus an der Hand der Cyprinodontidenwirbel . . . . . 270—273
c) Schwimmblase . . . . . 273—277
1. Schwimmblase bei *Lebias* und bei den Weibchen der viviparen Zahnkarpfen . . . . . 273—274
2. Schwimmblase bei den Männchen der viviparen Zahnkarpfen . . . . . 274—277
3. Schwimmblase bei den oviparen Zahnkarpfen 277
d) Bemerkungen zu den Geschlechtsorganen . . . . . 277—281
e) Basale metapterygii . . . . . 281—283
f) Bemerkungen zu der Muskulatur . . . . . 283—284
III. Seitenorgane . . . . . 285—289
IV. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse. . . . . 289—292
Nachtrag: *Jenynsia lineata* . . . . . 292—294
Literaturverzeichnis . . . . . 294—306
Figurenverzeichnis 306

(*Aus dem Zootomischen Institut der Universität Stockholm.*)

Beiträge zur Anatomie des Gorilla.

Vergleichend-anatomische Studien

Von

Dr. **Adolf Pira.**

I. Das Extremitätenmuskelsystem.

Mit 1 Figur im Text.

Einleitung.

Obgleich die menschenähnlichen Affen mehrmals Gegenstand der Untersuchungen hervorragender Forscher gewesen sind, so kann man doch nicht sagen, daß wir eine vollständige Kenntnis über den anatomischen Bau der Anthropomorphen besitzen. Dieser Mangel scheint von vielen Umständen abzuhängen; ein Umstand ist der, daß noch keine genügend große Anzahl von Individuen der verschiedenen Anthropomorphen den Forschern zur Verfügung gestanden hat, um die große Variationsbreite bei diesen Tieren zu bestimmen, um zu bestimmen, ob die etwaigen Befunde als Regel oder als Ausnahme zu gelten haben. Fernerhin war auch oft das verfügbare Material allzu schlecht konserviert, um genauere Studien der Weichteile zuzulassen. Deshalb blieben einige Gebiete der Anatomie der Anthropomorphen fast unbearbeitet. Georg Ruge (1906) spricht sich in dieser Zeitschrift in der Anthropomorphenfrage folgendermaßen aus: »Sehen wir vom Skelete, vom Gehirn und einigen anderen Gebieten ab, so sind wir mit guten, zielbewußten Darstellungen der Organe von Anthropoiden schlecht bestellt. Es bietet sich daher noch ein großes Arbeitsfeld dar, welches nicht zu lange mehr brach liegen sollte, um nicht gar zu viel kostbares Material verloren gehen zu lassen.«

Das Bewußtsein, daß dieser Ausspruch ohne Zweifel noch heute zu Recht besteht und insbesondere auch für den Gorilla gültig ist, bewog mich, im Herbst des Jahres 1907 das gütige Anerbieten des

Herrn Professor Leche mit Dank anzunehmen, einen dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm zugehörigen Gorilla zu bearbeiten. Andere Beschäftigungen haben meine Gorillastudien seither leider in hohem Grade verzögert.

Der von mir untersuchte Gorilla ist ein junges Weibchen mit Milchgebiß und dem vollständig entwickelten ersten Molaris. Es stammt aus Französisch-Kongo, Ogowe, lebte einige Zeit in Hagenbecks Tierpark in Hamburg, starb aber daselbst ohne nachweisbare Krankheit und wurde sofort nach dem Tode nach der Gefriermethode behandelt. Im gefrorenen Zustande wurde es nach Stockholm geschickt, dort in 2 % Formalinlösung aufgetaut und danach mit einer 4 % Formalinlösung injiziert. Durch diese Behandlung und nach Aufbewahrung in Formalin während etwa eines Jahres war das Tier sehr gut konserviert; die Eingeweide waren in situ gut fixiert, so daß nach dem Öffnen der Bauch- und Brusthöhle durch Gipsabgüsse der Situs viscerum hat hergestellt werden können.

Ich gebe hier einige Dimensionen des Tieres an:

Körperlänge (Scheitel—Ferse)	96,0 cm
Scheitel-Anus	57,0 -
Incisura jug. sterni bis zum oberen Rand der Symphyse	35,0 -
Proc. spin. vertebrae cervic. 7. bis zum oberen Rande des 1. Steißwirbels	38,0 -
Länge des Armes (Schulterkuppe—Fingerspitze)	62,0 -
- - Humerus	25,0 -
- - Radius	20,5 -
- der Ulna	20,5 -
- - Hand (Radiocarpalgelenk—Spitze des 3. Fingers)	16,5 -
Länge des Beines (Damm—Ferse)	39,0 -
- - Femur (Troch. maj. Spitze—Kniegelenk)	22,0 -
- der Tibia	17,5 -
- - Fibula	16,0 -
- des Fußes (Tub. calcan.—Spitze der 3. Zehe)	18,5 -
Schulterbreite	26,0 -
Breite zwischen den Spinae iliacae ant. super.	20,0 -

Ich beginne die Darstellung mit dem Extremitätenmuskelsystem. Ich hoffe, in nicht allzu langer Zeit die Untersuchungen über die

Baucheingeweide mitteilen zu können, über ein Gebiet, das am Gorilla sehr unvollständig bearbeitet worden ist. Ich beabsichtige, später auch Studien über einige andere Organsysteme des Tieres, Brusteingeweide, Geschlechtsorgane u. a. auszuführen.

I. Das Extremitätenmuskelsystem.

Dasselbe ist am Gorilla vorher von folgenden Verfassern mehr oder weniger vollständig bearbeitet worden:

Duvernoy, der 1853 und 1855 seine anatomischen Untersuchungen über zwei Gorillas, ein erwachsenes Männchen und ein junges Weibchen (?) publizierte;

Macalister, der die Myologie eines jungen weiblichen Gorilla untersuchte und die Ergebnisse 1873 veröffentlichte;

Chapman, der einige anatomische Beobachtungen über ein junges Gorillamännchen mit einer Scheitel-Fersenlänge von etwa 52 cm 1878 publizierte. Der Konservierungszustand des Tieres war jedoch derart, daß eingehende Studien über einige Muskeln nicht durchführbar waren;

Bischoff, der als Untersuchungsmaterial einen jungen weiblichen Gorilla zur Verfügung hatte, der alle zwanzig Milchzähne besaß, aber keine Spur durchgebrochener bleibender Zähne zeigte. Es maß vom Scheitel bis zur Ferse bei möglichst gestreckten Knien 60 cm. »Leider befand sich, wie gewöhnlich, der Kadaver des Tieres in einem Zustande, welcher eine genaue und umfassende anatomische Bearbeitung und Untersuchung unmöglich machte.« Die Arbeit Bischoffs erschien im Jahre 1880;

Deniker, der über einen weiblichen Gorillafötus von 20 cm Scheitel-Fersenlänge verfügte. Als Vergleichungsmaterial scheint Deniker auch einen jungen weiblichen Gorilla von 62 cm Scheitel-Fersenlänge und ein erwachsenes männliches Exemplar von einer Länge von 120 cm zur Verfügung gestanden zu haben. Die Arbeit Denikers wurde 1885 publiziert;

Symington publizierte im Jahre 1890 kurze Beobachtungen über einige Extremitätenmuskeln eines männlichen Gorilla und

Hepburn behandelte 1892 die Extremitätenmuskulatur eines jungen Gorillamännchens zusammen mit derjenigen anderer Anthropomorphen.

Sommer gab 1906 die bisher vollständigste Beschreibung vom

Muskelsysteme des Gorilla. Das Tier Sommers war ein erwachsenes weibliches Tier mit einer Körperlänge von 103 (?) cm.

In Arbeiten von Huxley, Hartmann, Testut, Keith, Duckworth u. a. finden sich ebenfalls Beobachtungen an den Extremitätenmuskeln des Gorilla wiedergegeben. Diese Beobachtungen beziehen sich bisweilen auf eigene Studien an Gorillakadavern, bisweilen aber nur auf Literaturangaben.

Trotzdem diese verschiedenen Forscher die Aufmerksamkeit den Extremitätenmuskeln des Gorilla gewidmet haben, so ist unsere Kenntnis derselben doch unvollständig, und zwar wegen der oben erwähnten großen Variationsfähigkeit der Organsysteme des Gorilla. Um eine Übersicht über das, was wir heute über die Variationen der Extremitätenmuskulatur des Gorilla kennen, zu erhalten, habe ich in den Beschreibungen der einzelnen Muskeln auch die Beobachtungen anderer Verfasser betreffs Ursprungs, Ansatzes und anderer Verhältnisse der Muskeln so vollständig wie möglich einzugliedern versucht. Dies war durchaus nicht eine so leichte Arbeit, wie es anfangs scheinen möchte; denn teils sind die Darstellungen der verschiedenen Verfasser keineswegs immer miteinander vergleichbar, da sie verschiedene Seiten eines und desselben Gegenstandes beleuchten, teils sind die Beschreibungen oftmals nicht deutlich und gründlich genug. Eine oft wiederkehrende Art der Darstellung, die Schwierigkeit der Deutung bietet, ist die Ausdrucksart: »gleich wie beim Menschen«. Sie kehrt bei deutschen und französischen, bei englischen und amerikanischen Verfassern wieder. Bezieht sich eine derartige Darstellung auf das Allgemeine eines Muskels, so ist sie begreiflich; betrifft sie die Details, so ist das nicht der Fall, da selbst die verschiedenen Handbücher der Anatomie des Menschen in der detaillierten Beschreibung nicht immer übereinstimmen, auch selbst in solchen Fällen nicht, wo die Beschreibungen sich nur auf normale Verhältnisse beziehen. Meinerseits habe ich für die Kenntnis des normalen Baues der Extremitätenmuskeln des Menschen hauptsächlich die berühmte Quains Anatomy zu Rate gezogen.

Um die Extremitätenmuskeln des Gorilla zu verstehen, muß man sie mit denjenigen anderer niederer und höherer Säugetiere und selbst mit denjenigen niederer Wirbeltiere vergleichen. Dies ist meiner Meinung nach nicht genügend von früheren Verfassern beachtet worden. Im allgemeinen hat man nämlich die vergleichenden Darstellungen darauf beschränkt, den Gorilla zu den übrigen Anthropomorphen und dem Menschen in Beziehung zu setzen; man wirft

auch hier und da einen Blick auf die niederen Affen. Selbst Sommer zieht in seiner sonst sehr vollständigen Arbeit nur die vergleichenden Beobachtungen aus dem Gebiete der Affen heran. Die Unvollständigkeit einer solchen Methode einsehend, habe ich mich der schwierigen Aufgabe unterzogen, den Bau der Extremitätenmuskeln des Gorilla im Lichte der Verhältnisse auch der niederen Säugetiere, bisweilen selbst der niederen Wirbeltiere zu behandeln. Von besonderem Interesse sind dabei die Monotremata, Marsupialia, Insectivora und die Prosimiae, hier und da auch andere Ordnungen oder einzelne Formen der Mammalia. Für die Kenntnis über den Bau der Muskulatur der verschiedenen Säugetiere habe ich teils die Spezialliteratur benutzt, hauptsächlich aber die vorzügliche Behandlung der Säugetiermuskulatur, welche W. Leche in Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches uns gegeben hat, zu Rate gezogen. Auch die von Ribbing kürzlich veröffentlichten interessanten Untersuchungen über die distalen Extremitätenmuskeln der Tetrapoden haben mir gute Dienste geleistet.

Der Leser mag sich darüber wundern, daß ich der Innervation der Muskeln nur so wenig Aufmerksamkeit gewidmet habe. Dieser Mangel ist aber nur scheinbar. Daß der Muskel und sein Nerv ein Ganzes bilden, und daß eine Muskelbeschreibung ohne Berücksichtigung der Innervation fast wertlos ist, erkenne ich an, wenn man auch über die Bedeutung der Innervation für das Homologisieren der Muskeln noch nicht völlig ins klare gekommen ist. Bei der Präparation habe ich daher die Innervation jedes einzelnen Muskels so genau wie möglich festgestellt. In den Fällen aber, in welchen die Innervationsweise nichts Abweichendes von der beim Menschen zeigte, hielt ich es nicht für notwendig, die Darstellung mit überflüssigen Beschreibungen zu belasten. Überall, wo die Innervation des Muskels etwas Besonderes zeigte, wurde auch darüber berichtet.

Muskeln der vorderen Extremität.

1. Muskeln zwischen der Dorsalseite des Rumpfes und der vorderen Extremität.

M. trapezius. Er entspringt bei meinem Gorilla von der Linea nuchae suprema, lateralwärts bis zum Ansatz des Sterno-cleido-mastoideus ausgedehnt, von den Proc. spinosi aller Halswirbel und denjenigen des 1.—11. Brustwirbels, ganz wie beim Gorilla Sommers. Der Ursprung kann variieren. So kann der Occipitalursprung des

Muskels sich auf die Partie der Linea nuchae suprema, die ganz nahe der Mittellinie liegt (Duvernoy, Macalister), beschränken. Der Wirbelsäulenursprung erstreckt sich bisweilen caudalwärts über alle 13 Brustwirbel (Duvernoy, Deniker); bisweilen macht er beim 11. (Sommer, Pira) oder schon beim 10. (Macalister) Brustwirbel Halt. Der Ursprung umfaßt also häufig nicht alle Brustwirbel, was für Schimpanse und den Menschen als Regel gilt. Beim Menschen kann er bisweilen mit nur acht, ja selbst mit noch wenigeren Brustwirbeln vereinigt sein. Beim *Macacus* erstreckte sich der Muskel caudal nur bis zum 10. Brustwirbel.

Der Muskel inseriert bei meinem Gorilla sehnig an der Spina scapulae und am Acromion, fleischig dagegen an der lateralen Hälfte der Clavicula. Nach Duvernoy nimmt die Clavicularinsertion das laterale Viertel, nach Macalister und Deniker das laterale Drittel des Knochens ein. Die Pars clavicularis bedeckt ventralwärts teilweise den Clavicularursprung des M. omo-cervicalis, ein Verhältnis, das auch Deniker und Sommer gefunden haben.

Der Trapezius ist bei meinem Gorilla ein einheitlicher Muskel; er zeigt keine Sonderung in eine cervicale und eine dorsale Portion, was bisweilen beim Menschen der Fall sein kann und Regel bei einigen Säugern, z. B. bei den Insectivoren ist. Der cervicale Abschnitt ist jedoch, gleich wie es Sommer für Gorilla gefunden hat, viel kräftiger als der auffallend schwach entwickelte dorsale Teil.

Ein Sehnenjoch, d. h. die Aponeurose in der Umgebung der Vertebra prominens colli, fehlt dem Muskel. Dadurch wird möglicherweise das Schulterblatt beim Gorilla in noch höherem Grade als beim Menschen gegen die Medianlinie des Körpers hin beweglich, ein Verhältnis, auf welches Fick für den Orang aufmerksam gemacht hat.

In Zusammenhang mit dem M. trapezius erwähnen Fick für den Orang, Deniker für den Gorillafötus und Sommer für den Gorilla, daß das Ligamentum nuchae fehlt. Dies Verhalten bringt Fick mit dem Vorhandensein sehr langer Processus spinosi der Halswirbel in Zusammenhang. An den Orangskeleten im Zootom. Institut zu Stockholm habe ich auch die große Länge der Dornfortsätze der sechs caudalen Vertebrae colli feststellen können. An einem Skelet eines erwachsenen Gorillamännchens ist dies auch der Fall bei den vier caudalen Halswirbeln, während die drei cranialen Halswirbel sehr kurze Dornfortsätze tragen. Dadurch ist hier eine ziemlich große Lücke zwischen dem Occiput und dem Proc. spinosus verte-

brae colli 4. vorhanden. Diese Lücke, die auch bei meinem Gorilla besteht, ist von einem Intermuskularseptum ausgefüllt, welches aber viel zu schwach ist, um Ligamentum nuchae benannt werden zu können. Da man weiß, daß das Nackenband hauptsächlich bei Säugern mit langem Hals eine überaus mächtige Ausbildung zeigt, mit der Verkürzung des Halses aber schwächer wird, so ist es verständlich, daß das Lig. nuchae beim Gorilla sehr schwach ist, ja selbst fehlen kann; denn beim Gorilla wie bei den Anthropomorphen überhaupt ist eine starke Verkürzung des Halses eingetreten.

M. latissimus dorsi. Betreffs des Ursprunges dieses kräftigen Muskels stimmt mein Gorilla mit demjenigen Sommers überein. Cranialwärts erstreckte sich der Wirbelsäulenursprung bis zur Vertebra dorsalis 9. Die laterale Begrenzung des Ursprunges an der Crista iliaca liegt nur 2,5 cm hinter der Spina ant. sup. Der Muskel entspringt fleischig auch von den 5 letzten Rippen, besitzt aber keinen vom caudalen Winkel der Scapula ausgehenden accessorischen Kopf. Der Rippenursprung kann die 6 (Hepburn), 5 (Bischoff, Sommer, Pira), 4 (Duvernoy, Deniker) oder 3 (Macalister) letzten Rippen in Anspruch nehmen. Der fleischige oder aponeurotische Ursprung an der Crista iliaca kann bisweilen den ganzen Rand des Darmbeinkammes einnehmen (Duvernoy, Deniker); er erreicht bisweilen aber seine laterale Begrenzung schon einige cm dorsalwärts von der Spina iliaca ant. sup. (Sommer, Pira). Einen Ursprung an der Crista iliaca haben nur der Mensch und die Anthropomorphen, nicht aber der Gibbon und die niederen Affen (Schück). Beim Schimpanse kann dieser Ursprung sich selbst ein Stück des Lig. inguinale entlang erstrecken (Duckworth). Beim Menschen liegt er nur am dorsalen Teil der Crista oder kann selbst fehlen.

Der Muskel endet bei meinem Gorilla in eine etwa 3,5 cm breite Sehne, die sich an Crista tuberculi minoris humeri, ventralwärts vom M. coraco-brachialis bedeckt, befestigt. Die Endsehne ist oft (Duvernoy, Deniker, Hepburn, Sommer) mit der des M. teres major verschmolzen. Bei meinem Exemplare sind beide Sehnen voneinander gänzlich getrennt, ein Verhältnis, das man nach Leche auch bei Prosimiae, *Ateles* und den meisten Primaten wiederfindet. Beim Gibbon sind nach Hepburn die beiden Sehnen untrennbar verwachsen und Gegenbaur gibt für den Menschen an, daß die Endsehne des M. lat. dorsi mit der des Teres major zuweilen verschmelzen könne.

In den Handbüchern der Anatomie des Menschen findet man oft den M. latissimo-condyloideus s. dorso-epitrochlearis mit dem M.

lat. dorsi zusammengestellt. Da erstgenannter Muskel aber der Innervation nach (N. radialis) der Tricepsgruppe angehört, so ist er dort von mir behandelt worden (S. 328).

M. rhomboides. Er ist bei meinem Gorilla ein sehr kräftiger Muskel, dessen Wirbelsäulenursprung sich vom 4. Hals- bis zum 7. Brustwirbel erstreckt. Der Cervicalteil des Muskels kann von den Dornfortsätzen der 3 (Macalister), 4 (Pira) oder 6 (Sommer) letzten Halswirbel entspringen, der Brustteil von denjenigen der 2 (Deniker: Gorilla juv.), 3 (Sommer), 4 (Macalister, Deniker: Gorillafötus), 6 (Hepburn) oder 7 (Pira) ersten Brustwirbel. Bei mehreren Säugern erstreckt sich der Ursprung des M. rhomboides bis auf den hinteren Teil des Schädels (Crista occipitalis) hinauf. Dies ist nach Leche z. B. bei den Halbaffen und unter den Affen bei *Cercopithecus*, *Innus*, *Macacus* und *Ateles* der Fall. Ein solcher Rhomboides capitis fehlt meistens dem Menschen und den Anthropomorphen. Bischoff und Hepburn haben ihn aber beim Orang gefunden und Quain spricht von einem Rhomboides occipitalis als Anomalie beim Menschen. Beim Gorilla ist bisher eine Ausdehnung des Muskels bis hinauf ans Hinterhaupt niemals gefunden worden.

Bei meinem Gorilla inseriert der M. rhomboides am Margo vertebralis scapulae, der eine Länge von etwa 11 cm besitzt, in einer Ausdehnung von etwa 9 cm vom caudalen Winkel des Schulterblattes aus cranialwärts gerechnet. Die Insertion des Muskels am Margo vertebralis scapulae erstreckt sich beim Gorilla im allgemeinen vom Angulus inferior cranialwärts bis etwas über die Basis spinae scapulae, kann aber auch bei dieser Halt machen (Hepburn).

Weder eine Aufteilung der Ansatzpartie des Rhomboides durch die Insertionspartie des Levator scapulae (vergl. unten M. lev. scap.), noch eine Zweiteilung des Muskels durch einen Ast der Arteria dorsalis scapulae in Abschnitte, welche als Rhomboides major und Rh. minor gedeutet werden können, sind bei meinem Gorilla vorhanden. Nur einmal (Sommer) ist eine Teilung in einen Rhomb. maj. und Rh. minor gefunden worden.

M. levator scapulae. Er entspringt bei meinem Gorilla mit 4 fleischigen Zipfeln von den Querfortsätzen des 1.—4. Halswirbels. Der Muskel kann auch von den ersten 5 (Duvernoy, Sommer) oder 4 Wirbeln (Deniker, Hepburn, Pira), oder aber vom 4.—6. Halswirbel (Macalister) entspringen. Beim Orang erstreckte sich der Ursprung nach Duvernoy und Hepburn bis ans Hinterhaupt (Os

occipitis, Proc. mastoides) hinauf. Dieser Zustand scheint beim Gorilla nicht vorzukommen.

Der Muskel inseriert an der Scapula in einer Ausdehnung von etwa 4,5 cm, vom cranialen Winkel des Knochens aus caudalwärts gerechnet, und schiebt sich zwischen den Mm. serratus anterior et rhomboides ein, ohne eine Teilung an letzterem hervorzurufen. Beim Gorilla Sommers tritt hingegen die Insertionsportion des Levator scapulae in den cranialen Abschnitt des Ansatzes des M. rhomboides in einer Ausdehnung von 1 cm ein und teilt dadurch den Muskel in 2 Blätter, ein ventrales dickeres und ein dorsales dünneres Blatt.

An meinem Gorilla ist Levator scapulae im Ursprung vom Serratus anterior durch eine deutliche Lücke getrennt, was die Regel unter den Anthropomorphen und beim Menschen zu sein scheint, wenn auch Ausnahmen bekannt sind. So waren beim Gorilla Macalisters beide Muskel verwachsen, was übrigens Regel bei manchen Säugern ist. Unter den niederen Primaten scheint das Verhältnis ziemlich wechselnd zu sein. So sind die beiden Muskel bei *Lemur*, *Chiromys*, *Tarsius* und nach Meckel bei den niederen Affen getrennt. Nach Bischoff sind beide vereinigt bei *Cynocephalus maimon*, *Cercopithecus sabaeus* und *callitrichus*, *Macacus cynomolgus* und *Hapale penicillata*, was auch der Fall bei *Galago* sein soll. Für *Inuus* und *Ateles* gibt Leche an, daß Levator scapulae vom 1.—3., daß er bei *Macacus cynomolgus* vom 1. Halswirbel entspringt. Bei diesen Tieren stellt sich daher eine deutliche Lücke zwischen Levator scapulae und Serratus anterior ein.

2. Muskeln zwischen der Ventralseite des Rumpfes und der vorderen Extremität.

M. omo-cervicalis (omo-cleido-transversarius, cleido-atlanticus). Er entspringt fleischig in einer Ausdehnung von etwa 2 cm von der Mittelpartie der Clavicula und steigt von hier steil am Halse hinauf bis zum Querfortsatze des Atlas. Der Ursprung des Muskels ist ventral teilweise vom Trapezius bedeckt. Am Atlas kann der Muskel teils am Processus transversus (Duvernoy, Sommer, Pira), teils am Tuberculum anterius (Deniker) inserieren. Der Ursprung kann an der Mitte der Clavicula (Pira) oder am acromialen Ende des Knochens (Duvernoy, Deniker, Sommer) liegen; er geht jedoch niemals auf das Acromion hinüber, was aber der Fall beim Orang sein kann (Duvernoy).

Der M. omo-cervicalis ist unter den Säugern eine allgemeine

Erscheinung. Duvernoy stellt sein Vorhandensein mit dem Gehen auf allen vier Extremitäten zusammen. Bisweilen ist der Muskel doppelt, in welchen Fällen er aus einer Pars ventralis und einer P. dorsalis besteht. So ist er beim Gorillafötus Denikers im caudalen Teile geteilt; der ventrale und dorsale Abschnitt kommen von der vorderen und von der hinteren Fläche des lateralen Viertels der Clavicula her. Die dorsale Portion erstreckte sich etwas weiter lateralwärts als die ventrale. Bei *Cercopithecus* mit doppeltem M. omo-cervicalis entspringt eine Pars ventralis vom Acromion, eine Pars dorsalis vom vorderen Drittel der Spina scapulae. Der Muskel scheint aber bei den Primaten in der Regel einfach zu sein und nur eine Pars ventralis zu besitzen, welche vom Acromion oder vom Schlüsselbein ausgeht. Beim Menschen, wo der Muskel eine ziemlich seltene Erscheinung ist (er kommt nach Testut nur bei 2,8 %, bisweilen nur einseitig vor), liegt sein Ursprung am Schlüsselbein und kann in seltenen Fällen medianwärts bis in die Nähe des Sterno-cleido-mastoideus verlagert sein. Im Gegensatz zu dieser extremen, medialen-ventralen Lage des caudalen Muskelendes steht dessen extrem-mediale-dorsale Lage beim Omo-cervicalis einiger Marsupialia, bei welchen die Pars dorsalis des Muskels vom dorsalen Drittel der Spina scapulae ausgeht. Der caudale Abschnitt des Omo-cervicalis wandert also bei den Säugern rings um den Schultergürtel herum und zwar von der extremen dorsalen Lage bei Marsupialiern längs der Spina scapulae bis zum lateralen Ende derselben (*Cercopithecus*), um von hier auf das Acromion (*Cercopithecus*, Orang) und das Schlüsselbein, zuerst auf das laterale Ende dieses Knochens (Orang, Gorilla), dann auf dessen Mittelteil (Gorilla) und endlich auf dessen medialen Abschnitt (Mensch) überzutreten.

M. pectoralis major. Er besteht bei meinem Gorilla aus drei Hauptteilen: 1. aus einer Pars clavicularis, welche vom medialen Teil des Schlüsselbeines in einer Ausdehnung von 3 cm entspringt; 2. einer Pars sterno-costalis, die vom Sternum und vom 2.—4. Rippenknorpel entsteht und 3. aus einer Pars abdominalis, welche von der Fascia des M. obliquus abdom. extern. in der Höhe der 5.—6. Rippe ausgeht. Die Pars sterno-costalis ist durch den Recessus infraclavicularis des Kehlsackes, der hier in der Tiefe eindringt, in eine kleine craniale und eine größere, caudale Portion geteilt. Der Pectoralis major ist dadurch eigentlich aus vier Teilen zusammengesetzt.

Der Muskel ist beim Gorilla niemals eine ganz einheitliche Bildung, sondern immer mehr oder weniger aufgeteilt, wenn auch die

Aufteilung in der Regel nicht so weit wie bei meinem Exemplar vor sich gegangen ist. Meistens ist er aus zwei Teilen zusammengesetzt, entweder aus einer Sterno-clavicular- und einer Sternalportion (Duvernoy) oder aus einer Clavicular- und einer Sternocostalportion (Macalister, Bischoff, Hepburn, Sommer). Dreigeteilt ist der Muskel beim Gorillafötus gefunden worden, bei welchem die Pars sterno-costalis geteilt war (Deniker). Der Muskel scheint beim Gorilla immer einen Ursprung von der Clavicula zu besitzen, welcher beim Orang (Bischoff, Hepburn, Zuckerkandl) gleich wie, obgleich selten, beim Menschen (Quain) fehlen kann.

Caudalwärts erstreckt sich der Ursprung des Muskels allgemein wie bei meinem Gorilla bis zur 6. Rippe (Duvernoy, Deniker: Gorilla juv., Sommer), kann aber bis zur 7. (Deniker: Gorillafötus) oder selbst bis zur 8. Rippe (Bischoff) herabreichen.

Die Ansatzsehne befestigt sich bei meinem Gorilla an der Crista tuberculi majoris humeri in einer Ausdehnung von etwa 5,5 cm und ist wie beim Menschen gebaut, d. h. sie besteht aus zwei Schichten, einer ventralen und einer dorsalen, welche am distalen Rande der Sehne ineinander übergehen und dadurch eine cranialwärts offene Tasche bilden. Eine ebenso umgerollte Ansatzsehne beschreiben Deniker und Sommer.

Beim jungen Gorilla fand Deniker eine überzählige Portion des M. pectoralis maj., die sich an der Ursprungssehne des kurzen Kopfes des Biceps inserierte; beim Gorilla Sommers vereinigte sich ein Teil der Ansatzsehne des Pect. major mit der Ursprungssehne des Caput breve m. bicipitis und fand dadurch seinen eigentlichen Ansatz am Processus coracoides. Etwas Entsprechendes kommt meinem Gorilla nicht zu; bei ihm besteht ein Abstand von 3,5 cm zwischen cranialem Ansatzpunkte der Endsehne am Humerus und dem Rabenschnabelfortsatz. Sommer benützte das bei dem von ihm untersuchten Gorilla vorhandene Verhalten, durch welches der Pect. major unter Vermittlung der Sehne des Caput breve bicipitis sich bis zum Processus coracoides erstreckte, um den Unterschied zu erklären, welcher bezüglich der caudalen Ausdehnung beider Pectoralmuskeln zwischen den niederen Affen einerseits und den Anthropomorphen nebst dem Menschen anderseits besteht. Bei niederen Affen erstreckt sich der Ursprung des M. pect. minor auf der Thoraxwand etwas mehr caudalwärts als derjenige des M. pect. major; während bei den höchsten Primaten das entgegengesetzte Verhalten die Regel ist, indem der Pect. maj.-Ursprung weiter caudalwärts herabreicht. Die

Erklärung für diese Tatsache sieht Sommer darin, daß der caudale Abschnitt des Pect. minor der niederen Affen sich vom Muskel abgelöst hat, um bei den höheren Primaten dem Pect. major sich anzuschließen und mit ihm zu verwachsen. Der Pectoralis minor-Abschnitt des Pectoralis major soll noch beim Gorilla die Beziehung zum Processus coracoides behalten. Diese Annahme Sommers scheint für die Verhältnisse bei meinem Gorilla nicht zutreffend zu sein. Bei ihm erstreckt sich der Pectoralis major beim Ursprung ein Segment weiter caudalwärts als der M. pectoralis minor, der nur bis zur 5. Rippe hinabreicht (s. unten); die Ansatzsehne des Pect. major tritt trotzdem in keine, weder direkte noch indirekte Beziehung zum Processus coracoides. Der M. pect. minor steht indessen mit seiner Endsehne (s. unten) sowohl mit dem Rabenschnabelfortsatz, als auch mit der Ursprungssehne des Caput breve bicipitis in Verbindung.

Der Recessus infraclavicularis des Kehlsackes dringt durch den M. pectoralis major in der Tiefe entweder zwischen dessen Pars sterno-clavicularis und dessen Pars sternalis (Duvernoy) oder zwischen der Pars clavicularis und der Pars sterno-costalis (Deniker, Sommer) oder durch eine Spalte in der Pars sterno-costalis (Pira) ein.

M. pectoralis minor. Er entspringt einheitlich von der 3.—5. Rippe und der Fascia der Intercostalräume, teilt sich aber sofort in zwei Portionen, in eine größere craniale, die mit einer cylindrischen Sehne an der Spitze des Processus coracoides inseriert, und in eine kleinere caudale, deren Endsehne in den medialen Teil der Ursprungssehne des Caput breve bicipitis übergeht. Der Ursprung liegt in der Regel wie bei meinem Exemplar an der 3.—5. Rippe (Macalister, Bischoff, Deniker, Sommer), kann sich aber bis über die 3.—7. Rippe (Hepburn), bisweilen nur über 5.—7. Rippe (Duvernoy) erstrecken.

Der Muskel scheint in der Regel am Processus coracoides zu inserieren, zuweilen (Duvernoy, Pira) mit einem accessorischen Ansatz an der Ursprungssehne des Caput breve bicipitis. Die Insertion am Coracoid ist als eine sekundäre Erscheinung zu erachten, da die Endsehne des Muskels bei den Affen oft über den Rabenschnabelfortsatz bis zum Tuberculum majus humeri sich ausdehnt. Die letztere Insertionsweise soll beim Schimpanse Regel sein; sie kommt bisweilen auch beim Menschen vor (Quain). Der M. pectoralis minor ist beim Gorilla meistens eine einheitliche Bildung (Macalister, Bischoff, Hepburn, Sommer), kann aber auch in zwei Portionen geteilt sein (Duvernoy, Pira).

M. subclavius. Er ist bei meinem Gorilla wohl entwickelt, entspringt von der vorderen Fläche des 1. Rippenknorpels und findet seinen Ansatz teils mit lateralwärts und nach oben ziehenden Fasern an der unteren Fläche der Mitte des Schlüsselbeines, teils mit rein lateralwärts ziehenden Fasern am Processus coracoides. Eine ähnliche Befestigungsweise kommt bisweilen auch beim Menschen vor (Quain). Es scheint mir, daß wir es in diesen Fällen mit einer zusammengesetzten Bildung zu tun haben, d. h. daß der Subclavius aus zwei Elementen besteht, aus einem M. subclavius im Sinne der menschlichen Anatomie, demjenigen Teil, der an der Clavicula inserierte, und aus einem M. sterno-scapularis, demjenigen Teil, der am Processus coracoides seinen Ansatz findet. Für manche Säuger ist nämlich unter dem Namen M. sterno-scapularis ein Muskel beschrieben worden, der vom Sternum oder von der 1. Rippe entspringt und am Coracoid oder in dessen Nähe am Schulterblatte inseriert. Dieser Muskel ist bei einigen Marsupialien, Edentaten, Insectivoren, Nagern, Carnivoren und Ungulaten vorhanden, erreicht sogar bei den letzteren, denen eine Clavicula fehlt, eine hochgradige Entwicklung. Ein M. sterno-scapularis soll auch bei *Ateles* vorhanden sein. Für *Galeopithecus* und *Chiromys* ist ein Muskel von demselben Aussehen wie der M. subclavius bei meinem Gorilla beschrieben worden, d. h. ein M. subclavius + Sterno-scapularis.

Der Subclavius ist beim Gorilla großen Variationen unterworfen. Bisweilen ist er kräftig entwickelt (Sommer, Pira), bisweilen fehlt er (Duvernoy), bisweilen kommt er nur als eine schwache Bildung vor (Macalister, Bischoff, Deniker, Hepburn). Der Muskel scheint durch einen ligamentösen Apparat ersetzt werden zu können. Da, wo der Muskel fehlt, liegt ein sehr starkes Ligamentum costo-clavio-coracoideum vor (Duvernoy); wo er mäßig entwickelt ist, liegt er unter einer kräftigen Ligamentbildung (Macalister, Bischoff, Deniker), und da, wo ein kräftiger M. subclavius vorliegt, fehlt der Ligamentapparat (Pira).

Bei meinem Gorilla war in der Articulatio sterno-clavicularis nur auf der linken Seite ein Zwischenknorpel (Discus articularis) vorhanden. Auf der rechten Seite fehlte jede Spur einer solchen Bildung. Beim Orang können die erwähnten Menisci gänzlich rückgebildet sein (Westling).

M. serratus anterior. Er entspringt mit 13 Zacken von der 1.—13. Rippe. Einen gleichen Ursprung haben Deniker und Hepburn gefunden. Beim Gorilla Sommers erstreckte sich das Ursprungs-

gebiet des Muskels caudalwärts auch bis zur 13. Rippe; die am meisten cranialwärts liegende Ursprungszacke ging aber von der 2. Rippe aus, so daß der Muskel nur 12 Zacken besaß. Bisweilen reicht der Muskel nur bis zur 11. (Duvernoy, Bischoff), ja selbst nur bis zur 10. Rippe (Macalister) herab. Dieses Verhalten, daß der Ursprung sich beim Gorilla oft über den ganzen Brustkasten bis zur letzten (13.) Rippe ausdehnt, ist bemerkenswert. Das Ursprungsgebiet ist außerordentlich groß und übertrifft dasjenige nicht nur beim Menschen, wo der M. serratus anterior höchstens bis zur 10. Rippe, im allgemeinen nur bis zur 8.—9. Rippe herabreicht, sondern auch das Ursprungsgebiet bei den meisten Säugetieren, bei welchen nach den Zusammenstellungen Leches (s. Bronn) die Ursprungszacken nur bei einem Säugetier die 10. Rippe caudalwärts überschreiten, nämlich bei *Hyrax*. Der Ursprung des Muskels reicht hier bis zur 14. Rippe hinab.

Die Insertion des Muskels am Margo vertebralis scapulae findet bei meinem Gorilla folgendermaßen statt. Die Muskelbündel von der 1. und 2. Rippe sind kräftig und ziehen divergierend zum cranialen Drittel des medialen Randes der Scapula; diejenigen von 3.—6. Rippe sind sehr schwach und ziehen zum mittleren Drittel des Margo vertebralis, und diejenigen von 7.—13. Rippe sind stark und setzen sich konvergierend am caudalen Drittel des Randes der Scapula fest. In der Insertionsweise des Serratus anterior stimmt mein Gorilla nicht mit demjenigen Sommers überein, da der Muskel beim Tiere Sommers sich folgenderweise inseriert: »Die Muskelbündel der äußerst kräftigen 1. Zacke divergieren und beanspruchen für ihre Insertion drei Viertel des medialen Randes der Scapula, während an dem caudalen Viertel desselben sich die 2.—4. Zacke befestigen; die Muskelbündel der übrigen 8 Zacken konvergieren stark und heften sich an den caudalen Winkel der Scapula.« Weder bei meinem noch bei Sommers Exemplare stimmt die Insertionsweise mit derjenigen beim Menschen überein. Besonders groß ist der Unterschied am cranialen Muskelabschnitte, der beim Menschen seine Bündel von den zwei ersten Rippen bezieht und konvergierend oder höchstens parallel zum oberen Winkel der Basis scapulae gelangt. Beim Gorilla divergieren die Bündel, welche am Scapularande einen dementsprechend ausgebreiteten Ansatz finden.

Die Beziehung des Serratus anterior zum Levator scapulae ist oben (S. 317) besprochen worden.

3. Muskeln der Schultergegend.

M. deltoides. Er ist kräftig und rundet die Schulter ab; er entspringt fleischig von etwas mehr als der lateralen Hälfte der Clavicula, vom Acromion und von der lateralen Hälfte der Spina scapulae und inseriert etwa an der Mitte des Oberarmknochens. Der Muskel ist wie in der Regel bei den niederen und höheren Affen einheitlich, d. h. er zeigt keine Aufteilung in eine Pars clavicularis, Pars acromialis und Pars scapularis, was z. B. bei der Mehrheit der Prosimiae der Fall sein kann. Der Deltoides ist beim Gorilla von seinen Nachbarn gut abgesetzt, so daß er weder mit dem Trapezius noch mit dem Pectoralis major, was z. B. bei den Chiroptera und Prosimiae der Fall ist, sich vereinigt zeigt. Beim Schimpanse kann der Muskel mit dem Pectoralis major wenigstens teilweise verschmelzen (Hepburn).

Im allgemeinen wird der M. deltoideus des Gorilla von den Autoren (Macalister, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer) als ein im großen und ganzen menschenähnlicher beschrieben. Im Ursprungsgebiet scheint mir aber ein Unterschied zwischen den Muskeln des Gorilla und Menschen vorzuliegen. Als Ursprungsgebiet beim letzteren werden das laterale Drittel der Clavicula, Acromion und die ganze Länge der Spina scapulae oder wenigstens bis zur triangularen Fläche an dem medialen Teil derselben angegeben. Danach scheint wenigstens bei meinem Gorilla und, wie es scheint, auch bei demjenigen Duvernoys der Clavicularursprung etwas größer, der Scapularursprung etwas kleiner als beim Menschen zu sein.

Mm. supraspinatus et infraspinatus. Sie verhalten sich in Ursprung und Insertion wie beim Menschen, was auch Duvernoy, Bischoff, Deniker, Hepburn und Sommer gefunden haben. Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen Gorilla und Mensch besteht aber darin, daß die Muskeln infolge der Lage der Spina scapulae beim Gorilla einander mehr in der Größe gleichkommen als beim Menschen, dessen Infraspinatus erheblich größer ist als der Supraspinatus. Dieses Verhalten ist von Deniker und Sommer für den Gorilla und von Hepburn für den Schimpanse festgestellt worden. Macalister gibt an, daß der Supraspinatus beim Gorilla sich in der Größe zum Infraspinatus wie 1 : 2 verhält, während das Größenverhältnis beim Schimpanse wie 10 : 15 oder 11 : 16 sein solle. Weiter ist zu erwähnen, daß, da die Spina scapulae im medialen Teil beim Gorilla nicht so hoch und so gut abgesetzt ist wie beim Menschen,

beide Muskeln beim Gorilla medianwärts teilweise miteinander in Berührung kommen.

M. teres major. Er dehnt seinen Ursprung über den ganzen Margo axillaris scapulae aus, wie es Duvernoy und Sommer ebenfalls gefunden haben. Der Ursprung kann nur drei Viertel des axillaren Randes des Schulterblattes (Deniker), ja selbst nur das caudale Drittel desselben (Hepburn) umfassen.

Der Muskel inseriert mittelst einer 4 cm breiten Endsehne an der Crista tuberculi minoris humeri.

Der Teres major kann beim Gorilla nach Duvernoy durch fleischige Züge mit den Mm. infraspinatus et subscapularis vereinigt sein. Betreffs der Beziehung der Endsehne des M. teres major zu derjenigen des M. latissimus dorsi siehe oben (S. 315).

M. teres minor. Er entspringt entweder von der cranialen Hälfte (Duvernoy, Sommer, Pira) oder nur vom mittleren Drittel (Hepburn) des axillaren Randes der Scapula. Er ist wie der M. teres major relativ stark entwickelt, indessen er bei den Säugern meistens schwach und ziemlich inkonstant ist, so daß er selbst fehlen kann. Letzteres ist der Fall z. B. bei einigen Marsupialia, einigen Insectivora und bei Chiroptera. Bei Halbaffen und Affen ist er in der Regel vorhanden.

M. subscapularis. Er verhält sich beim Gorilla in Ursprung und Insertion wie beim Menschen, was auch Duvernoy, Macalister, Bischoff, Deniker, Hepburn und Sommer gefunden haben. Die kräftige Endsehne heftet sich hauptsächlich am Tuberculum minus fest, erstreckt sich aber etwas auf die Crista tuberculis minoris hinab. Ein abgespaltener Teil, der etwa als ein M. subscapularis accessorius s. minor hätte gedeutet werden können, war nicht vorhanden. Macalister bemerkt auch, daß beim Gorilla kein Subscapulo-humeralis bestehe. Bei einigen Affen, besonders bei *Macacus nemestrinus*, ist dieser Muskel nachgewiesen worden (Testut) und bei *Hylobates* läßt nach Kohlbrugge der Teil des M. subscapularis, der an der Crista tuberculi minoris sich inseriert, vom übrigen Muskel sich trennen.

4. Muskeln des Oberarmes.

A. Vordere Gruppe.

M. biceps brachii. Er ist zweiköpfig. Das Caput longum entspringt an der Tuberositas supraglenoidalis scapulae, das Caput

breve am Processus coracoides. Etwas distal von der Mitte des Oberarmes vereinigen sich beide Köpfe zu einem spindelförmigen Muskelbauch, aus welchem allmählich am oberen Rande der Fossa cubiti eine 1,5 cm breite, platte, sagittal gestellte Endsehne hervorgeht, die an der Tuberositas radii inseriert. Beiderseits ist bei meinem Gorilla ein durchaus aponeurotischer Lacertus fibrosus, der sich in die Fascia antebrachii verliert, vorhanden. Von allen Forschern, die sich mit der Extremitätenmuskulatur des Gorilla beschäftigt haben, ist Sommer der einzige, der einen Lacertus fibrosus beobachtet hat. Bei dem von ihm untersuchten Gorilla war diese Bildung links fleischig, rechts in der lateralen Hälfte fleischig, in der medialen dagegen sehnig.

Die Ursprungssehne des langen Kopfes verläuft, wie beim Menschen, bei meinem Gorilla, wie Duvernoy es auch für den seinigen bemerkt, durch die Höhle des Schultergelenkes. Dieser Verlauf ist nach Untersuchungen Welckers als ein sekundärer Zustand zu erachten und ist durch eine Einwanderung der Sehne entstanden. Diese Einwanderung ist direkt während der Ontogenese des Menschen nachweisbar; sie ist auch durch Studien des Verlaufes der Sehne bei verschiedenen Säugetiergattungen nachgewiesen worden. Außerhalb der Kapsel befindet sich die Sehne bei Monotremata, *Didelphys* und *Talpa*, sie liegt in einem Recessus der Gelenkkapsel z. B. bei *Cercopithecus* und *Ateles*, sie zieht frei durch das Gelenk unter anderem bei *Hapale*. Die Sehne kann sich bei *Cebus* wie bei *Hapale* oder wie bei *Ateles* verhalten.

Der M. biceps brachii hat bei allen bisher untersuchten Gorillas keine Variationen gezeigt, da er von allen Autoren (Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira) von gleichem Bau wie beim Menschen gefunden worden ist. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß, wenn eine größere Anzahl von Gorillas untersucht wird, man auch variierenden Bauverhältnissen des Muskels begegnen werde, da dieser z. B. bei Hylobatiden und dem Menschen bedeutenden Variationen unterworfen ist. Bei *Hylobates* kann das Caput breve von der Sehne des Pectoralis major, vom Tuberculum minus humeri oder vom proximalen Teile des Sulcus intertubercularis humeri entspringen, und beim Menschen ist Biceps brachii nach Quain »one of the most variable muscles in the body«. Der größten Variation scheint die Anzahl der Ursprungsköpfe unterworfen zu sein. In 10% kommt beim Menschen ein dritter Kopf vor. Die Anzahl der Köpfe kann, wenn auch selten, sich auf vier,

ja selbst bis auf fünf vermehren. Andererseits ist auch ein gänzliches Fehlen des Caput longum beobachtet worden (Quain). Diese große Variabilitä tdes Muskels hängt wohl davon ab, daß der Biceps brachii der Säugetiere nach Fürbringer wahrscheinlich als ein Verschmelzungs- und zugleich Reductionsprodukt mehrerer (bis drei) bei niederen Wirbeltieren getrennter Muskeln aufzufassen ist. Dies Verhalten gibt auch eine Erklärung für die Tatsache ab, daß der Muskel bei verschiedenen Säugetiergattungen verschiedene Insertion zeigen kann. Bei einigen Formen inseriert er am Radius, bei anderen an der Ulna, ja bei einigen Formen kann er selbst an beiden Knochen des Vorderarmes sich befestigen (Leche).

M. coraco-brachialis. Er entspringt mit einer kurzen Sehne am Processus coracoides, mit der Ursprungssehne des Caput breve bicipitis verwachsen. Der nicht besonders kräftige Muskel hat eine Länge von 12,5 cm und befestigt sich an dem 25 cm langen Humerus in einer Ausdehnung von etwa 7 cm. An der linken Extremität beginnt das Ansatzgebiet proximal am unteren Drittel der Endsehne des M. latissimus dorsi, an der rechten Extremität ist der Beginn des Ansatzes etwas distalwärts, bis zum distalen Rande der Latissimus-dorsi-Sehne, verschoben. Der Muskel ist nicht vom Nervus musculo-cutaneus durchgesetzt.

Der Muskel meines Gorilla ist dem beim Menschen normal vorhandenen M. coraco-brachialis medius (Wood) homolog. Weder ein Coraco-brachialis longus vom Coracoid zum distalen Humerusende ausgedehnt, der bei Prosimiae vorkommt, noch ein Coraco-brachialis brevis, vom Coracoid zum Humerus zwischen Tuberculum minus und Ansatz des Teres major ziehend, wie er z. B. bei Prosimiae, *Ateles*, *Cercopithecus*, *Cynocephalus*, *Macacus*, *Troglodytes* vorliegt, sind bei meinem Gorilla vorhanden. In der Regel ist der M. coraco-brachialis beim Gorilla den Beschreibungen nach ein Coraco-brachialis medius Woods (Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Sommer). Hepburn beschreibt aber, daß bei einem Gorilla rechtsseitig zusammen mit dem gewöhnlichen Coraco-brachialis medius noch ein rudimentärer Cor.-brach. longus, und daß an der linken Extremität desselben Tieres außerdem ein Rudiment eines Coraco-brachialis brevis bestanden haben.

M. brachialis. Er entspringt fleischig an der Facies anterior humeri, vom Ansatz des M. deltoides aus distalwärts, und an den Septa intermuscularia. Er inseriert am proximalen Teile der Ulna vom Processus coronoides aus einige Zentimeter distalwärts bis zur

Tuberositas ulnae. Duvernoy fand den Muskel aus zwei Teilen zusammengesetzt, einem lateralen dickeren und einem medialen, breiteren, aber dünneren Teile.

Proximalwärts umgreift der Muskel bei meinem und bei Sommers Gorilla nicht den Ansatz des M. deltoides, was ja der Fall beim Menschen ist. Bei den Säugetieren ist der M. brachialis oft länger als beim Menschen, da er sich bis an den Humeruskopf erstrecken kann, z. B. bei Maulwurf, Schaf, Schwein, Hund, Wolf, Fuchs, Katze usw. Beim Gorilla, Gibbon und bei Prosimiae ist der Muskel durch den breiten Deltoidesansatz noch weiter distalwärts als beim Menschen verschoben worden, da er sich bei diesen Formen nur bis zur Deltoidesinsertion, ohne diese zu umfassen, erstreckt. Beim *Hylobates agilis* scheint der M. brachialis von etwa derselben relativen Länge wie beim Menschen zu sein, da die Mm. brachialis et deltoides bei dieser Form ineinander greifen. Hier umfaßt aber die Insertion des M. deltoides den proximalen Teil des M. brachialis, m. a. W., ein Teil des M. brachialis schiebt sich in den distalen Teil des Deltamuskels hinein (Leche). Der M. brachialis geht beim Gorilla oft fleischige oder sehnige Verbindungen mit seinen Nachbarn ein: mit dem Deltoides (Duvernoy, Deniker), dem Brachio-radialis (Duvernoy, Deniker, Sommer, Pira), dem Triceps (Deniker) und dem Pronator teres (Bischoff, Sommer, Pira).

B. Hintere Gruppe.

M. triceps brachii. Er verhält sich bei meinem Gorilla, wie Quain den Muskel für den Menschen beschreibt. Der Ursprung des Caput longum am axillaren Rande des Schulterblattes ist sehr schwach; er nimmt eine Strecke von nur 2 cm des 12,5 cm langen Margo axillaris, von der Cavitas glenoidalis aus caudalwärts gerechnet, in Anspruch. Dies ist bemerkenswert, da bei den Anthropomorphen im allgemeinen ein weiter ausgedehnter Ursprung des Caput longum tricipitis vom axillaren Rande der Scapula herkommt; ja bisweilen kann der Ursprung sich über den ganzen Rand erstrecken. Bei den von Hepburn und Sommer untersuchten Gorillas war der Ursprung des Caput longum tricipitis am Margo axillaris scapulae in der Tat sehr weit ausgedehnt. In der Regel soll der Ursprung des langen Tricepskopfes bei den Primaten sowie bei Chiroptera auf den dem Gelenkende zunächst liegenden Abschnitt der Scapula beschränkt sein.

Das Caput laterale tricipitis kann beim Gorilla außer seinem

gewöhnlichen Humerusursprung auch einen Scapularursprung am Margo axillaris besitzen (Duvernoy, Deniker).

M. anconaeus. Er ist beiderseits vorhanden, relativ kräftig und vom M. triceps sowie vom M. extensor carpi ulnaris gut abgesetzt. Er entspringt am Epicondylus lateralis humeri und findet seinen Ansatz am proximalen Teile der Facies dorsalis ulnae, rechts in einer Ausdehnung von etwa 6 cm, links in einer solchen von etwa 4,5 cm.

Der Muskel des Gorilla ist von Duvernoy, Macalister, Bischoff, Deniker, Hepburn und Sommer beschrieben worden. Chapman und Symington erwähnen ihn nicht, was aber nicht notwendig bedeuten muß, daß der Muskel an den untersuchten Gorillas fehlte. Die Stärke des Muskels variiert; nach Duvernoy und mir ist er kräftig, nach Macalister, Hepburn und Sommer schwach. Der Muskel ist nach Macalister und Hepburn eine distinkte Bildung.

Beim Menschen und Gibbon ist der M. anconaeus bisweilen mit dem M. extensor carpi ulnaris, beim Orang und Gibbon mit dem M. triceps verwachsen.

M. latissimo-condyloideus s. dorso-epitrochlearis. Er ist als selbständiger, aber schwacher Muskel beiderseits vorhanden. Er entspringt fleischig in einer Breite von 2 cm an der Ventralfläche des Anfangsteiles der Endsehne des M. latissimus dorsi, 3,5 cm von der Insertion des letzteren an der Crista tuberculi minoris humeri entfernt. Einige Muskelbündel ziehen direkt vom Latissimus dorsi zum M. lat. condyloideus. Der Muskel ist 16 cm lang, wovon die Hälfte einer platten Endsehne zukommt, die am Septum intermusculare mediale und durch dieses vermittelt am Epicondylus medialis humeri sich anheftet.

Der Latissimo-condyloideus scheint beim Gorilla immer vorhanden zu sein; er ist wenigstens von allen Forschern, die sich mit dem Gegenstande beschäftigt haben (Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Symington, Hepburn, Sommer, Pira) beschrieben worden. Im allgemeinen wird er als eine relativ schwache Bildung geschildert. Der Ursprung liegt immer, sehnig oder fleischig, an der Endsehne des M. lat. dorsi, einige Zentimeter vom Ansatz derselben am Humerus entfernt. Die Insertion findet statt an der Fascia brachii (Deniker), am Septum intermusculare mediale (Hepburn, Sommer, Pira), am Epicondylus medialis humeri (Duvernoy, Chapman) oder an der Fascia antebrachii (Macalister). Der Muskel erhält einen Zweig des N. radialis (Hepburn, Sommer, Pira).

Chapman gibt an, daß der N. ulnaris im M. lat. condyl. eingebettet sei.

Der Latissimo-condyloideus kommt den meisten Säugetieren zu und ist bei den Prosimiae und den Simiae eine konstante Erscheinung, scheint aber bei den Anthropomorphen nur schwach zu sein. Beim Schimpanse soll er nach Symington und Keith, beim Gibbon nach Deniker verhältnismäßig kräftiger als beim Gorilla entwickelt sein. Beim Orang ist er vorhanden (Fick). Beim Menschen ist der Muskel selten, ist aber nach Quain ziemlich allgemein durch ein Band, das vom unteren Rande der Sehne des M. lat. dorsi zur Fascia des Armes und zum langen Kopf des M. triceps zieht, vertreten.

Die Insertion des Muskels kann beim Schimpanse außer am Epicondylus medialis auch am Olecranon stattfinden. Der Muskel des Orang hat eine aponeurotische Verbindung mit dem Biceps Duvernoy). Bei den niederen Säugetieren erstreckt er sich bisweilen sehr weit distalwärts; so endet er bei *Ornithorhynchus* und *Didelphys* in der Fascia des Unterarmes und reicht bei einigen Edentaten (*Pholidotus*, *Cyclothurus*) bis zur Palmarfascie hinab.

5. Muskeln des Vorderarmes.

A. Muskeln der Beugeseite.

a. Oberflächliche Schichte.

M. pronator teres. Er entspringt mit einem Caput humerale am Epicondylus medialis und einem Caput ulnare vom Processus coronoides. Bei allen untersuchten Gorillas ist ein humeraler Ursprungskopf immer vorhanden; zu ihm gesellt sich ein ulnarer Kopf bei den von Macalister, Deniker (Gorilla juv.), Symington, Sommer und Pira untersuchten Tieren. An der linken Extremität meines Gorilla ist der ulnare Ursprungskopf sehr schwach. Ebenso wie bei den von Duvernoy, Chapman, Bischoff, Deniker (Gorillafötus) und Hepburn untersuchten Gorillas kann ein Caput ulnare auch dem Schimpanse, wennschon seltener als beim Gorilla, fehlen (Keith), und es ist beim Menschen keine konstante Erscheinung. Nach Macalister gehört das, was man Caput ulnare des M. pronator teres nennt, eigentlich nicht ihm, sondern einer tieferen Muskelschicht zu, welche weiter distalwärts durch den M. pronator quadratus vertreten wird und bei einigen Säugetieren wie *Perameles*, einigen *Halmaturus*-Arten, *Canis* und *Hyaena* längs des ganzen Vorderarmes ausgebreitet ist.

Der Ansatz am Radius beginnt bei meinem Gorilla proximalwärts in der Mitte des Knochens und erstreckt sich von hier in einer Ausdehnung von 7,5 cm distalwärts, nähert sich erheblich mehr dem Carpus, als es in der Regel beim Gorilla der Fall ist. Die Insertion liegt nämlich an der Mitte des Radius (Duvernoy, Deniker: Gorillafötus, Sommer) oder gar an der oberen Hälfte des Knochens (Deniker: Gorilla juv.). Auch im Vergleich mit dem Verhalten des M. pronator teres beim Menschen erstreckt sich der Muskel bei meinem Gorilla sehr weit distalwärts, da das Ansatzgebiet beim Menschen in der Mitte des Radius sich befindet. Bei Schimpanse und Orang befestigt sich der Pronator teres auch etwas weiter distal als beim Menschen (Hepburn). Am weitesten distalwärts dehnt sich der Muskel bei einigen niederen Säugetieren wie z. B. bei *Echidna* und *Bradypus* aus, wo er den Carpus erreicht, und bei *Gymnura*, bei welchem er mit der Fascia palmaris in Verbindung tritt.

M. flexor carpi radialis. Er entspringt aus der für ihn, die Mm. pronator teres, flexor carpi ulnaris et flexor digitorum sublimis gemeinsamen Muskelmasse am Epicondylus medialis humeri, ferner an den intermuskulären Septen, welche ihn vom Pronator teres und Flex. dig. sublimis trennen. Zu diesen gewöhnlichen Ursprüngen können sich noch fleischige oder aponeurotische vom Radius gesellen (Duvernoy, Symington, Hepburn, Sommer). Ein Radiusursprung kommt bisweilen auch bei Schimpanse, Orang und Gibbon vor (Hepburn, Keith).

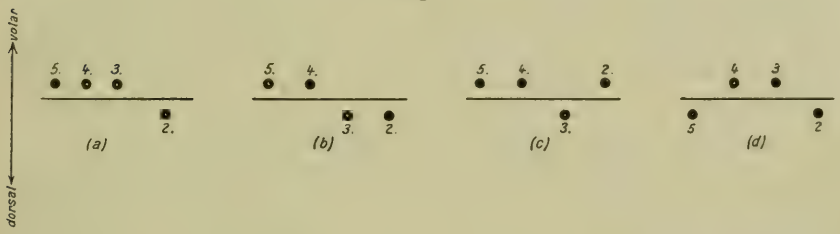
Der Muskel geht erst am distalen Drittel des Vorderarmes allmählich in seine Endsehne über und inseriert an der Basis des Metacarpale 2. Diese Insertionsweise ist beim Gorilla die Regel. Zuweilen kommt aber noch eine Insertion am Metacarpale 3 vor (Hepburn). Dies Verhalten ist auch bei Schimpanse, Orang und Gibbon gefunden worden (Hepburn). Bei Simiae und Prosimiae liegt die Anheftung in der Regel am Metacarpale 2. Die Insertionsweise variiert bei den Säugetieren erheblich. Der Ansatz kann am 1., 2. oder 3. und selbst, wie bisweilen beim Menschen, am 4. Metacarpale erfolgen. Bisweilen erstreckt sich die Endsehne nur bis zum Carpus oder selbst nur bis zum distalen Ende des Radius (*Gymnura*); sie kann aber distalwärts bis zur Grundphalange des zweiten Fingers (*Dasyprocta*) verlängert sein.

M. flexor digitorum sublimis. Er entspringt aus der gemeinsamen Muskelmasse am Epicondylus medialis humeri und läßt am distalen Ende des proximalen Drittels des Vorderarmes vier

voneinander gut abgesetzte Bäuche hervorgehen, von denen 3 volar gelegene die Sehnen für 3., 4. und 5. Finger abgeben, während die Sehne zum 2. Finger von einem dorsal gelegenen Bauche hervorgeht. Der Bauch für den 3. Finger erhält fleischige und ausgedehnte Ursprungsbündel vom aponeurotischen Septum, welches ihn vom M. flexor carpi radialis scheidet. Der Bauch für den 4. Finger hat keinen radialen Ursprung, der für den 5. Finger ist bis zur Mitte des Vorderarmes mit dem M. flexor carpi ulnaris verwachsen. Der Muskel des Gorilla scheint in der Regel einen Radialursprung zu haben (Duvernoy, Macalister, Symington, Hepburn, Sommer).

Die gegenseitige dorso-volare Lage der verschiedenen Bäuche und Endsehnen des M. flexor dig. sublimis ist bei anderen Gorillas nicht immer dieselbe wie bei meinem Gorilla, ist vielmehr ziemlich großen Variationen unterworfen. Betreffs der diesbezüglichen Details ist es aber nicht leicht, ins klare zu kommen, da die Dar-

Fig. 1.



stellungen einiger Autoren ziemlich undeutlich sind. Es scheinen folgende Lagebeziehungen der Sehnen des M. flexor digitorum sublimis bisher beobachtet worden zu sein (siehe Fig. 1). 1) Die Sehnen der Finger 3, 4 und 5 liegen in einer volaren Schicht, die Sehne des Fingers 2 befindet sich dorsalwärts davon, Fig. 1*a* (Bischoff, Deniker: rechte Extremität des Gorillafötus, Hepburn, Pira); 2) die Sehnen der Finger 4 und 5 liegen volarwärts, diejenigen der Finger 2 und 3 dorsalwärts, Fig. 1*b* (Sommer); 3) die Sehnen der Finger 2, 4 und 5 liegen volarwärts, die Sehne des Fingers 3 befindet sich dorsalwärts, Fig. 1*c* (Deniker: linke Extremität des Gorillafötus); 4) die Sehnen der Finger 3 und 4 liegen volarwärts, diejenigen der Finger 2 und 5 dorsalwärts, diese Lage wird auch beim Menschen angetroffen, Fig. 1*d* (Duvernoy?, Chapman?).

An den Fingern verhalten sich die Sehnen beim Gorilla wie beim Menschen und vielen Säugetieren, d. h. sie inserieren, von

den Sehnen des M. flexor digitorum profundus durchbohrt, an der Basis der zweiten Phalange des 2.—5. Fingers.

Wenn der Gorilla auch bisweilen in der Lage der Endsehnen des M. flex. dig. sublimis unter dem Ligamentum carpi transversum den niederen Affen ähneln kann, was z. B. bei der Sehnenlage *a* der Fig. 1 der Fall ist, welche man auch bei *Mycetes fuscus* gefunden hat (cit. Sommer), so steht er doch durch die weit proximalwärts beginnende deutliche Sonderung der verschiedenen Muskelbäuche für jeden Finger auf einer höheren Entwicklungsstufe. Ursprünglich ist nämlich die Flexorgruppe eine einheitliche Muskelmasse, die sich erst allmählich in dorsale und volare, radiale und ulnare Teile auflöst (siehe beim M. flex. dig. profundus). Ein gut gegliederter M. flex. dig. sublimis stellt ein höher differenziertes Stadium als ein einheitliches Gebilde dar. Bei *Mycetes* ist die Muskelmasse für 3., 4. und 5. Finger einheitlich, ebenso wie die Sehne, die sich erst unter dem Ligamentum carpi volare in ihre einzelnen Glieder spaltet. Ein noch primitiverer M. flex. dig. sublimis ist von Bischoff (cit. Sommer) bei *Hapale* und *Pithecia* gefunden worden; hier gehen alle vier Sehnen aus einer Muskelmasse hervor.

M. flexor carpi ulnaris. Er verhält sich in Ursprung und Ansatz, wie es Quain für den Menschen beschreibt. Der humerale und der ulnare Ursprungskopf sind voneinander durch den Nervus ulnaris, der zwischen denselben zur volaren Fläche der Vorderarmes zieht, getrennt. Beide Ursprungsköpfe vereinigen sich weit proximal und verlaufen als einheitliche Bildung zur Insertion, ein Verhalten, welches man bei der Mehrzahl der Säugetiere wiederfindet. Ausnahmen gibt es allerdings. So ist der Muskel bei *Canis* und *Procyon* doppelt, da Caput humerale und Caput ulnare völlig getrennt zur Insertion verlaufen.

Beim Gorilla scheint der Muskel keinen Variationen unterworfen zu sein; nach den Beschreibungen zeigt er dieselbe Anordnung wie beim Menschen. — Duvernoy sagt, daß er vom Epicondylus medialis humeri zum Os pisiforme geht, erwähnt aber nichts von einem Ulnarursprung des Muskels.

M. palmaris longus. Er fehlt beiderseits bei meinem Gorilla, was die Regel zu sein scheint, da er auch bei den von Chapman, Bischoff, Deniker (Gorillafötus et juv.), Symington, Hepburn und Sommer untersuchten Tieren fehlte. Duvernoy konnte den Bauch sowie die Sehne des Muskels nachweisen; doch waren sie mit dem

M. flexor carpi ulnaris verwachsen. Nur einmal ist ein wohl ausgebildeter Palmaris longus gefunden worden. Er entsprang mit einer platten Sehne; es folgte ein Muskelbauch, dann eine runde Insertionssehne (Macalister)[1].

Im Gegensatz zu diesem regelmäßigen Fehlen des Palmaris longus beim Gorilla steht dessen normales Auftreten beim Schimpanse und Menschen. Beim Schimpanse fehlte er nur bei 25 % (3 : 12 nach Keith), beim Menschen nur bei 10 % (Quain). Der Palmaris longus ist der am meisten variationsfähige Muskel des menschlichen Körpers (Quain). Beim Orang ist der Muskel von Duvernoy, Hepburn und Fick, beim Gibbon, wo Deniker ihn vermißt hat, von Hepburn gefunden worden.

Da der Muskel schon bei niederen Säugetierformen (Marsupialia, Insectivora) aus der ursprünglich gemeinsamen Flexormasse gesondert vorliegt, so ist seine Abwesenheit beim Gorilla wohl als eine sekundäre Erscheinung zu erachten. Sie fällt zusammen mit der fast regelmäßig unselbständigen Ausbildung des M. flexor pollicis longus, welche ja selbst zum vollständigen Fehlen des Muskels führen kann (s. unten). Beide Erscheinungen sprechen für die Tendenz, daß die Flexoren beim Gorilla sich reduzieren.

In den Fällen des Fehlens des Palmaris longus beim Menschen fehlt niemals die Aponeurosis palmaris. Bei meinem Gorilla kommt auch eine Palmarfascie mit oberflächlichen Längsfasern vor, die wohl als ein Rest der Palmarissehne zu deuten sind. Eine Palmarfascie ist für den Gorilla nur von Deniker und Hepburn erwähnt worden, was aber dahin nicht verwertet werden kann, daß diese Bildung sonst dem Tier fehlte.

β. Tiefe Schichte.

M. flexor pollicis longus. Er fehlt beiderseits meinem Gorilla. Er ist nur einmal in voller Ausbildung gefunden worden, und zwar nur an einem Arm. Der Muskel zeigt folgende Variationsverhältnisse:

1. Ein vollständiger M. flex. poll. long. im Sinne der Anatomie des Menschen ist vorhanden (Sommer: linke Extremität);

2. Die Sehne für den Daumen geht gemeinsam mit derjenigen zum 2. Finger aus dem radialen Teile des M. flexor digitorum profundus hervor (Duvernoy, Deniker: Gorillafötus);

3. Ein Muskelbauch kann vom M. flex. dig. profund. leicht ge-

[1] Keith gibt an, daß M. palmaris longus bei 4 von 11 Gorillas gefunden worden ist.

trennt werden. Eine Sehne verläuft an der Radialseite vom Carpus bis zu den Basen der beiden Phalangen des Daumens. Muskelbauch und Sehne hängen aber nicht miteinander zusammen (Macalister);

4. Eine Sehne ohne zugehörigen Muskelbauch zieht vom Carpus zum Daumen (Huxley, Deniker: Gorilla juv., Symington, Hepburn, Sommer: rechte Extremität des untersuchten Tieres);

5. Muskelbauch und Sehne fehlen (Chapman, Bischoff, Pira).

Nach Keith ist die Reduction des M. flex. poll. longus beim Gorilla vollständiger als beim Schimpanse durchgeführt. Beim Orang zeigen die Elemente des tiefen Beugers des Daumens folgende Variationen: 1. aus dem radialen Teile des M. flexor digitorum profundus zieht eine Sehne zum 2. Finger, aus welcher eine zarte Sehne zum Daumen sich abspaltet; die Anheftung der Daumensehne an der Indexsehne ist aber locker (Hepburn); 2. eine Daumensehne besteht ohne Muskelbauch (Broca, Brooks); 3. die Endsehne fehlt gänzlich (Huxley, Bischoff, Gratiolet und Alix, Chapman, Langer, Fick, Testut).

Bei Prosimiae ist ein kräftiger M. flexor pollicis longus vorhanden, dessen Muskelbauch und Sehne teilweise mit dem tiefen Beuger verbunden sind. Dies Verhalten ist ein primitives.

M. flexor digitorum profundus. Er besteht aus zwei voneinander ganz getrennten, etwa gleich starken Teilen, einem radialen und einem ulnaren. Der radiale Teil entspringt von den mittleren zwei Vierteln des Radius und von angrenzenden Flächen der Membrana interossea; er gibt nur zum 2. Finger eine Sehne ab. Der ulnare Teil entspringt von etwas mehr als der proximalen Hälfte der Ulna und von der angrenzenden Membrana interossea; er entsendet Sehnen zum 3., 4. und 5. Finger. Der Muskelbauch für den 5. Finger sondert sich bald von der ulnaren Muskelmasse ab, etwa 11,5 cm vom proximalen Rande des Ligamentum carpi transversum entfernt. Die Bäuche für den 3. und 4. Finger hängen weiter distal miteinander zusammen und trennen sich erst 3,5 cm proximal vom Ligam. carpi transv. voneinander. Beim Gorilla Sommers entwickelten sich die Endsehnen für den 3. und 4. Finger erst unter dem carpalen Bandapparate.

Bei den von Duvernoy, Bischoff, Deniker und Hepburn untersuchten Gorillas gab der ulnare Teil des Muskels ebenso wie bei meinem Gorilla Sehnen zum 3., 4. und 5. Finger, bei den von Chapman und Sommer untersuchten Tieren aber solche zum 2., 3., 4. und 5. Finger ab.

Die Insertionen liegen an den Basis der Endphalangen.

Um Bau und Variationen der tiefen Muskelschichte bei den Anthropomorphen zu verstehen, müssen wir einen Blick auf das Verhalten der Flexoren der niederen Säugetierformen werfen.

Die Flexorgruppe des Vorderarmes ist ursprünglich eine einheitliche Muskelmasse, aus welcher sich drei übereinander liegende Schichten, und zwar der Palmaris longus, der Flexor digitorum sublimis und der Flexor digitorum profundus, allmählich sondern. Diese Sonderung vollzieht sich bei den niederen Säugetieren nach den Arbeiten Leches und Ribbings folgendermaßen. Bei Monotremata ist nur ein Flex. dig. vorhanden; bei *Thylacinus*, *Phascologale* und *Perameles* ist die Flexormasse im fleischigen Teile noch einheitlich, indessen die aus dieser Flexormasse hervorgehenden Sehnen in zwei Schichten gespalten sind, welche sich deutlich als Repräsentanten des Flexor sublimis und des Flexor profundus zeigen. Bei anderen Marsupialia (*Cuscus*, *Myrmecobius*, *Chironectes*, *Macropus*, *Aepyprymnus*, *Trichosurus*, *Phascolarctos*) hat die Sonderung sich noch weiter vollzogen; sie erstreckt sich hier auch auf die distale Partie der fleischigen Teile, ohne jedoch zu vollständiger Trennung derselben zu führen. Eine solche ist bei den meisten Insectivora durchgeführt, so daß wir bei ihnen den Sublimis und Profundus gut voneinander abgespalten finden. Der Sonderungsvorgang erfolgt also in proximaler Richtung.

Bei niederen und höheren Primaten hat die Sonderung der Beugermassen zur vollständigen Trennung des Sublimis und Profundus geführt. Zeichen des einstmaligen Zusammenhanges beider erhalten sich bisweilen selbst bei höheren Formen. So beschreibt Deniker, daß am linken Arme seines Gorillafötus ein kleines Muskelbündel von der tiefen Fläche des Flexor sublimis zum Flexor profundus zog, und Bischoff beobachtete beim Gorilla, Hepburn beim Gibbon, daß der Flexor profundus außer den gewöhnlichen Ursprüngen auch am Epicondylus medialis humeri entsprang. Ein kleines, regelmäßiges Ursprungsbündel des menschlichen M. flex. pollicis longus am Epicondylus medialis humeri ist mit dem Flexor sublimis verbunden und ist wohl auch hierher zu rechnen; ebenso sind die beim Menschen bisweilen vorhandenen Muskelbündel, welche vom M. flexor pollicis longus zum Flexor sublimis, Flexor profundus oder zum Pronator teres ziehen, zu beurteilen.

Bei den niederen Affen ist der tiefe Beuger eine einheitliche Bildung, die in eine einheitliche Sehne übergeht. Aus dieser gehen die Sehnen für die Endphalangen aller fünf Finger hervor. Bei den

höheren Primaten löst sich dieser einheitliche Muskel auf. Diese Auflösung erfolgt derart, daß der tiefe Beuger in einen radialen und einen ulnaren Abschnitt zerfällt. Die Trennungslinie zwischen beiden Abschnitten nimmt bei den verschiedenen Formen der höheren Primaten eine ungleiche Lage ein. Sie scheint beim Gibbon in der Regel zwischen die Sehnen für 3. und 4. Finger (Hepburn), bei den Anthropomorphen zwischen diejenigen für 2. und 3. Finger und beim Menschen normalerweise zwischen die Sehnen für den 1. und 2. Finger zu fallen. Hiernach liefert der radiale Abschnitt des tiefen Beugers beim *Hylobates* Sehnen für den 1., 2. und 3. Finger, der ulnare für den 4. und 5. Finger. Bei den Anthropomorphen enthält der radiale Abschnitt die Sehnen für den 1. und 2., der ulnare für den 3., 4. und 5. Finger. Beim Menschen gibt der radiale Abschnitt nur die Sehne zum Daumen, der ulnare aber die Sehnen für 2., 3., 4. und 5. Finger ab.

Die Aufteilung der Muskelmasse beim Gibbon ist der Innervation nach die natürlichste; denn beim Gibbon, Orang, Schimpanse, Gorilla und Menschen werden diejenigen Fleischmassen, welche die Sehnen für 1., 2. und 3. Finger liefern, vom N. medianus, diejenigen, welche Sehnen zum 4. und 5. Finger abgeben, vom N. ulnaris versorgt. Beim Gibbon kann aber ebenfalls, wie wir es oben (S. 333, 334) für den Gorilla angeführt haben, die tiefe Muskelmasse bisweilen variieren. So fand Deniker beim Gibbonfötus, daß die Aufteilung des tiefen Beugers ebenso wie bei den Anthropomorphen stattgefunden hatte, d. h. daß die Trennungslinie zwischen den Sehnen für den 2. und 3. Finger verlief. Die Sehnen für 1. und 2. Finger kamen in diesem Falle von der Radialportion, diejenigen für 3., 4. und 5. Finger von der Ulnarportion des Muskels, welche ihrerseits wieder in zwei Teile geteilt war. Im Gegensatze zu dieser von Deniker gefundenen, hohen Differenzierungsweise der tiefen Beuger bei einem Gibbon steht das von Bischoff für *Hylobates leuciscus* beschriebene primitive Verhalten, in welchem ein gänzlich ungeteilter tiefer Muskel mit Sehnen zu allen Fingern besteht.

Gehen wir zu den schwankenden Verhältnissen am tiefen Beuger des Daumens beim Gorilla zurück, so scheinen mir die oben (S. 333) aufgeführten Tatsachen folgende Erklärung zu bekommen. Als Ausgangsstadium muß man den Zustand annehmen, in welchem der radiale Teil des tiefen Muskels Sehnen zum 1. und 2. Finger abgibt, was mit dem Falle 2. auf Seite 333 zusammentrifft. Es betrifft das von Duvernoy und Deniker gefundene Verhalten. In die allmähliche Verkümmerung des Daumens wird dessen Sehne hineingezogen; sie

wird schwächer und verliert allmählich ihren Zusammenhang mit dem Muskelbauch (Fall 3. und 4. auf S. 333, 334). Sie kann schließlich vollständig reduziert werden (Fall 5. auf S. 334). Ob auch diejenige Muskelpartie des radialen Teiles des tiefen Beugers, die zur Daumensehne gehört, in die Reduction hineingezogen wird oder nicht, darüber sind die Meinungen geteilt. Sommer ist der Meinung, daß die Muskelpartie den Zusammenhang mit der Sehne zwar verloren hat, aber in der Muskelmasse, aus welcher die Sehne zum 2. Finger herausgeht, zu finden ist. Für diese Ansicht spricht das bei meinem Gorilla vorhandene Verhalten, daß der radiale Teil des tiefen Beugers, der nur den 2. Finger versorgt, sehr kräftig, ja, wie auf S. 334 erwähnt, von etwa derselben Stärke ist wie der ulnare Teil der Muskelmasse, der die Sehnen für die drei ulnaren Finger abgibt. — Die Tatsache, daß ein M. flexor pollicis longus an der linken Extremität des Gorilla Sommers im Sinne der Anatomie des Menschen vorhanden ist (Fall 1. auf S. 333), läßt sich so mit unserer Darstellung in Einklang bringen, daß die Daumensehne in die Reduction des Daumens nicht mit hineingezogen worden ist. Die Aufteilung des tiefen Beugers in einen medialen und einen ulnaren Abschnitt findet zudem wie beim Menschen zwischen den Sehnen für den 1. und 2. Finger statt, während sie sonst beim Gorilla zwischen dem 2. und 3. Finger zu finden ist.

Mm. lumbricales. Sie bestehen beim Gorilla immer zu vieren; sie zeigen im Ursprung folgende Variationen:

Der erste, d. h. derjenige zum 2. Finger, besitzt immer nur einen radialen Ursprungskopf (Duvernoy, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira);

Der zweite besitzt bisweilen nur einen radialen (Duvernoy, Deniker), zuweilen aber einen radialen und ulnaren Ursprung (Bischoff, Sommer, Pira);

Der dritte entspringt entweder nur radialwärts (Duvernoy, Deniker) oder gleichzeitig radial- und ulnarwärts (Hepburn, Sommer, Pira);

Der vierte kann mit nur einem ulnaren (Duvernoy, Deniker) oder nur mit einem radialen (Sommer) oder gleichzeitig mit einem ulnaren und einem radialen Ursprungskopf (Pira) entspringen.

Die Muskeln ziehen zur radialen Seite der vier ulnaren Finger, wo die Sehnen wie beim Menschen in die Dorsalaponeurose übergehen.

Mm. lumbricales scheinen bei den meisten Säugetieren vorhanden zu sein, wenn die Anzahl und die Insertion auch etwas wechseln.

M. pronator quadratus. Er erstreckt sich bei meinem Gorilla

über das distale Fünftel des Vorderarmes, ist also wie bei Prosimiae und der Mehrzahl der Primaten in der Größe reduziert, während der Muskel bei den Säugetieren, wenn er vollständig entwickelt ist, die ganze Länge des Vorderarmes einnimmt (siehe M. pronator teres S. 329). Beim Menschen erstreckt sich der Muskel etwa über das distale Viertel des Vorderarmes; er kann auch weiter proximalwärts, in seltenen Fällen selbst bis zur Mitte des Vorderarmes sich ausdehnen. Der Muskel scheint bei den Anthropomorphen hochgradiger als beim Menschen reduziert zu sein. Chapman beschreibt ihn beim Gorilla als sehr schwach. Er nahm nach Deniker beim Gorillafötus ein Sechstel, beim jungen Tier sogar nur ein Siebentel des Radius ein. Beim Gorilla Macalisters erstreckte sich der Muskel zwar über ein Viertel des Radius, war aber sehr schwach. Beim Orang ist der Muskel nach Hepburn ebenfalls sehr stark verkümmert.

B. Muskeln der Streckseite.

a. Oberflächliche Schichte.

M. brachio-radialis. Er entspringt bei meinem Gorilla in einer Ausdehnung von 10 cm am Margo lateralis humeri. Der Ursprung erstreckt sich proximalwärts bis zur Deltoidesinsertion, ja selbst etwas darüber hinaus; er endigt distalwärts etwa 2,5 cm proximal vom Epicondylus lateralis humeri. Der Ursprung ist demnach ziemlich ausgedehnt. Er ist beim Gorilla Sommers noch größer, da er sich von der Deltoidesinsertion bis zum Epicondylus erstreckt. Sonst kann der Muskel am oberen (Duvernoy) oder mittleren (Deniker) Drittel des Margo lateralis humeri entspringen. Der Gorilla Chapmans zeigte ein Verhalten wie beim Menschen.

Daß der Brachio-radialis des Gorilla proximal bis zum M. deltoides sich erstreckt, ist beachtenswert. Ich konnte eine Grenze zwischen beiden Muskeln nicht feststellen; sie gingen wenigstens teilweise ineinander über. Ganz dasselbe Verhalten, wodurch ein Muskelband vom Schulterblatt bis zum Carpus zustande kommt, ist einmal von Macalister (zit. Testut) beim Menschen beobachtet worden. In der Regel erstreckt sich der Brachio-radialis beim Menschen nicht so weit proximal, daß er in Kontakt mit dem M. deltoides kommt. Verschmelzung mit diesem ist auch bei einigen niederen Säugetieren, z. B. bei *Manis*, beobachtet worden. Bei der Katze, *Lutra* und bei *Trichechus* erstreckt sich der Muskel proximal sehr hoch am Humerus, bei *Phascolomys* bis zum Caput humeri empor.

Der Brachio-radialis ist beim Gorilla proximal oft mit seinen Nachbarn innig verbunden, mit dem Deltoides (Deniker, Pira), dem Brachialis (Duvernoy, Deniker, Sommer, Pira), dem Triceps (Duvernoy, Deniker) oder dem Biceps (Deniker).

Der linke Muskel inseriert bei meinem Gorilla an der Basis des Processus styloides radii, also wie normalerweise beim Menschen und bei den meisten Säugetieren. An der rechten Extremität konnte ich dagegen keine Radiusinsertion feststellen; die Endsehne strahlte hier in die Fascie der Carpalregion aus (s. weiter S. 340). In der Regel inseriert Brachio-radialis beim Gorilla am Processus styloides radii (Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff?, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira: linke Extremität). Teilweise Ausstrahlungen in die Fascia antebrachii sind von Bischoff gefunden worden. Beim Orang beobachtete Langer (zit. Bischoff) ein sich abzweigendes Bündel, dessen Sehne in die Fascia antebrachii überging. Beim Menschen ist wenigstens zweimal (zit. Testut) eine Verbindung zwischen Brachio-radialis und Fascia antebrachii nachgewiesen worden. Bei Bradypodidae besteht der Muskel aus zwei Teilen, von denen der eine wie gewöhnlich am Radius inseriert, der andere dagegen, welcher übrigens weiter proximal als der erste entspringt, in eine zur Palmarfläche des Carpus gehende Aponeurose sich ausbreitet. Die Insertion erreicht beim Gibbon den Processus styloides nicht, sondern findet am Radius, etwa 6 cm proximal von diesem (Hepburn) oder an der Mitte des Radius (Deniker) statt. Der menschliche Muskel inseriert bisweilen auch an der Mitte der Speiche (Quain).

M. extensor carpi radialis longus. Er entspringt in einer Ausdehnung von etwa 2,5 cm am Margo lateralis humeri zwischen Brachio-radialis proximal und M. extensor carpi radialis brevis distalwärts. Der Ursprung findet sich in der Regel beim Gorilla am Margo lateralis humeri (Duvernoy, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Pira); beim Gorilla Sommers hingegen, wo der M. brachio-radialis distal bis zum Epicondylus lat. humeri sich ausdehnt, ist das Ursprungsgebiet auf den Epicondylus beschränkt.

Der linke Muskel meines Gorilla zeigte nichts Bemerkenswertes; er inserierte am radialen Rande der Dorsalfläche der Basis des Metacarpale 2, was Regel beim Gorilla ist. Diese Insertionsweise ist von Duvernoy, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn und Sommer beschrieben worden. Der rechtsseitige Muskel verhielt sich etwas abweichend. In der Nähe des Ursprunges teilte er sich in zwei Portionen, in eine oberflächliche und eine tiefe. Die tiefe Portion

besteht aus einem dicken, etwa 5 cm langen Muskelbauche, der in eine lange, wohl ausgebildete Sehne ausläuft. Sie zieht zum radialen Rande der Dorsalfläche der Basis des Metacarpale 2. Diese Portion verhält sich also wie der M. extensor carpi radialis longus der linken Extremität. Die oberflächliche Portion besteht aus einem platten Muskelbauche, dessen platte Sehne an der Volarfläche des Radius, etwa 3,5 cm von dessen Distalende entfernt, sich befestigt.

Entsprechendes für das letztgenannte Verhalten ist in der Literatur nicht zu finden. Zwar ist eine Aufteilung der ursprünglich einheitlichen Muskel- und Sehnenmasse, die beim Menschen in den langen und kurzen Muskel erfolgt ist, in noch mehrere Teile eine nicht allzu seltene Erscheinung. Die Insertion am Radius bleibt aber bemerkenswert. Beim Menschen kommt bisweilen ein M. extensor carpi radialis accessorius vor; er heftet sich aber am Metacarpale 1., am M. abductor pollicis u. a. O. fest, aber nicht an der Speiche. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die erwähnte Portion ein Teil des Brachio-radialis ist, der sich ja übrigens auch an der rechten Extremität meines Gorilla eigentümlich verhielt (s. S. 339). Dieser Meinung widerstreitet die ziemlich weit (3,5 cm, vgl. oben) vom distalen Ende des Radius liegende Insertion der fraglichen Muskelpartie keineswegs, da ähnliche Insertionsweisen des Brachio-radialis beim Gibbon und Menschen (vgl. S. 339) bekannt geworden sind. Auch das Verhalten am rechten Brachio-radialis meines Gorilla, welcher zweigeteilt sein sollte, bietet nichts Neues dar, da dies in seltenen Fällen auch beim Menschen, nach Quain, vorkommt. Das einzige Eigenartige ist, daß ein Teil des Brachio-radialis mit dem Extensor carpi radialis longus verwachsen ist. Diese Tatsache läßt sich folgendermaßen erklären. Nach den Untersuchungen Ribbings sind die Mm. supinator brevis, brachio-radialis, extensor carpi radialis longus et extensor carpi radialis brevis der Säugetiere durch Spaltung aus einem den Urodelen zukommenden, einheitlichen M. extensor antebrachii et carpi radialis, welcher vom Epicondylus lateralis humeri und vom distalen Ende des Humerus entspringt und am größten Teile des Radius und am Radiale inseriert, entstanden. In Fällen mit einem doppelten Brachio-radialis ist der Urodelenmuskel in fünf anstatt in vier Teile zerlegt. Ein Teil des doppelten Brachio-radialis ist aber bei meinem Gorilla nicht vollständig vom M. extensor carpi radialis longus losgetrennt.

M. extensor carpi radialis brevis. Er entspringt wie beim Menschen (Quain). Der Ursprung hat eine Ausdehnung von 8 cm

am Intermuskularseptum, das ihn proximal vom Extensor digitorum communis trennt. Nach Duvernoy, Chapman, Bischoff, Hepburn und Sommer entspringt der Muskel beim Gorilla wie beim Menschen, also vom Epicondylus lateralis humeri. Nach Deniker hat er zwei Ursprungsköpfe, den gewöhnlichen am Epicondylus und einen an der vorderen Fläche des Condylus; zwischen beiden Köpfen zieht der Nervus musculocutaneus hindurch und gibt dabei Zweige an den Muskel ab.

Eine cylindrische Sehne gelangt zur dorsalen Fläche der Basis ossis metacarpalis 3 wie beim Menschen (Duvernoy, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira).

Der Muskel ist bei meinem Gorilla von derselben Stärke wie der E. c. r. longus, bei den von Macalister und Sommer untersuchten Tieren ist er doppelt so stark wie der letztere.

Bei Gibbon fand Deniker ein primitives (s. oben) Verhalten, indem beide Extensores carpi radiales verwachsen waren. Erst die Endsehne spaltete sich und erreichte am Carpus die Metacarpalia 2 und 3.

M. extensor digitorum communis. Er entspringt am Epicondylus lateralis humeri, an der Fascia antebrachii und von den aponeurotischen Septen, die ihn einerseits vom Extensor carpi radialis brevis, anderseits vom Extensor carpi ulnaris trennen. Bei den übrigen untersuchten Gorillas scheint der Ursprung sich ebenso verhalten zu haben. Die Beschreibungen sind jedoch nicht immer deutlich genug, um Genaues aus ihnen zu erschließen.

Der Muskel gibt Sehnen zu den 4 ulnaren Fingern ab, was Regel beim Gorilla zu sein scheint, denn eine gleiche Sehnenverteilung wird von Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Hepburn und Sommer beschrieben. Deniker fand jedoch, daß der Muskel Sehnen nur zum 2., 3. und 4. Finger sendete, daß also die Sehne zum 5. Finger fehlte. Dieses Verhalten ist bei meinem Gorilla insoweit angebahnt als die Sehne zum 5. Finger sehr schwach ist, was auch Duvernoy, Macalister und Sommer ihrerseits beobachtet haben. Ein Fehlen der Extensorsehne für den 5. Finger wurde auch bei niederen Affen beobachtet, z. B. bei *Ateles* und *Cercopithecus*. Im Gegensatz zur Reduction der Sehnenanzahl steht das beim Menschen bisweilen vorkommende Verhalten, daß der Muskel Sehnen zu allen fünf Fingern abgibt. Zuweilen ist die Sehnenanzahl auch beim Menschen reduziert. Die Sehnenausbreitung des Muskels ist bei den Säugetieren ziemlich großen Variationen unterworfen. Bei *Erinaceus* und *Vesperugo* gelangen Sehnen zu allen fünf Fingern, bei *Echidna* bisweilen zu allen, mitunter nur zu den drei mittleren Fingern. Der

Muskel entsendet bei *Cyclothurus* nur eine Sehne zum dritten Finger; dieser Zustand steht natürlich zu der Rückbildung der anderen Finger in Beziehung.

Die Sehnen trennen sich bei meinem Gorilla unter dem Ligamentum carpi dorsale voneinander; Juncturae tendinum bestehen nicht. Solche sind bei den von Duvernoy und Sommer untersuchten Gorillas vorhanden gewesen; denn Duvernoy gibt eine Verbindung zwischen den Sehnen für den 3. und 4. Finger, Sommer zwischen denjenigen für 4. und 5. Finger an. Andere Forscher erwähnen nichts von Juncturae tendinum. Daß diese im Auftreten und in ihrer Entwicklung Variationen unterworfen sind, kann nicht auffallen, da die Juncturae ja nur Reste einer einheitlichen Sehnenausbreitung des Streckers am Dorsum manus sind. Ein einheitliches Sehnenblatt kommt bei *Echidna*, auch bei einigen Primaten, z. B. *Mycetes* und *Cercopithecus* vor. Als Anomalie tritt es bei Gibbon, Schimpanse und selbst beim Menschen auf.

M. extensor digiti quinti proprius. Er entspringt mit einem von seinen Nachbarn gut abgesetzten Muskelbauche am aponeurotischen Septum, das ihn vom Extensor carpi ulnaris trennt.

Unter dem Ligamentum carpi dorsale geht der Muskel in eine lange dünne Sehne über, die ohne einen Zusammenhang mit der Sehne des Extensor digitorum communis für den 4. Finger zur Dorsalaponeurose des 5. Fingers zieht. Bei den von Duvernoy, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn und Sommer untersuchten Exemplaren gab der Muskel ebenfalls nur zum 5. Finger eine Sehne ab. Macalister fand außer der Sehne zum 5. Finger noch eine schwache zum 4. Finger. Dieses Verhalten ist von Duvernoy und Hepburn beim Orang beobachtet worden. Es kommt beim Menschen zuweilen (6 %) vor und ist als eine primitive Erscheinung aus den folgenden Gründen zu deuten.

Der Muskel, welcher in der Anatomie des Menschen den Namen Extensor digiti quinti proprius führt und wenigstens ab und zu bei niederen Affen und oft bei den Anthropomorphen, besonders beim Gorilla, vorhanden ist, ist als ein Rest eines hier und da bei den Säugetieren vorhandenen Muskels mit größerem Arbeitsgebiet anzusehen, eines Muskels, der Extensor digitorum lateralis oder Extensor digitorum secundus oder Extensor prop. dig. externorum benannt worden ist. Er gibt bei Säugetieren eine verschiedene Anzahl Sehnen ab, höchstens jedoch vier, und zwar zu den vier ulnaren Fingern. Dieser Zustand findet sich z. B. bei der Katze vor. Bei den höheren

Formen ist der Muskel reduziert und ist dann schließlich auf den 5. Finger beschränkt. In den Fällen, wo er noch den 4. Finger versieht, liegt ein primitives Verhalten vor.

Nach einigen Autoren (Leche, Sommer) gehört der Extensor digiti quinti proprius genetisch der Schichte der tiefen Fingerstrecker zu. Bei dem von Deniker untersuchten Gibbonfötus lag er auch in dieser Schichte. Beim Gorilla nimmt er aber wie beim Menschen in der Regel eine oberflächliche Lage ein. Ribbing ist der Meinung, daß der Muskel ein Teil des M. extensor digitorum communis sei.

M. extensor carpi ulnaris. Er entspringt, mit seinen Nachbarn verwachsen, vom Epicondylus lateralis humeri, von der Fascia antebrachii und von der Facies dorsalis ulnae bis zur Mitte des Knochens. Er inseriert immer an der Basis ossis metacarpalis 5 (Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira).

Durch diese Insertionsweise nimmt der Gorilla eine Zwischenstellung zwischen denjenigen Formen ein, bei welchen der Muskel nur bis zum Carpus reicht (*Phascologale, Chironectes, Chrysochloris*) und denjenigen, bei welchen er sich distal vom Metacarpus erstreckt (*Echidna, Choloepus, Manis*). Beim Menschen inseriert der Muskel in der Regel am Metacarpale 5; oft kann aber ein Teil der Insertionssehne bis zur Grundphalanx des 5. Fingers herabreichen.

β. Tiefe Schichte.

Mm. extensores digitorum profundi. Sie bilden bei meinem Gorilla proximal eine einheitliche Muskelmasse, die vom mittleren Drittel des Radius, von der Membrana interossea und von den mittleren zwei Vierteln der Ulna ausgeht. Etwa 5 cm proximal vom Ligamentum carpi dorsale sondern sich aus dieser Muskelmasse vier Gebilde.

Der am meisten radialwärts liegende Muskel ist schwach, geht durch das erste Fach des dorsalen Bandapparates. Die Sehne inseriert sich am Carpale 1. Nach Lage und Insertion entspricht der Muskel demjenigen, welchen Sommer als Abductor pollicis longus beschrieben hat. Es scheint mir aber nicht angemessen zu sein, diesen aus der Anatomie des Menschen entnommenen Namen auf den fraglichen Gorillamuskel anzuwenden. Der Muskel kann als ein Abductor pollicis nicht wirksam gedacht werden, denn er setzt sich überhaupt nicht am Daumen fest, sondern am Carpus. Er ist, wie es mir scheint, nur einem Teile des menschlichen Abductor pol-

licis longus gleichwertig, nämlich demjenigen, der nach Quain am Carpale 1 inseriert.

Der nächste aus der gemeinsamen Muskelmasse sich absondernde Bauch endigt in einer Sehne, die ebenfalls durch das erste Fach des Dorsalbandes zur Hand gelangt. Sie teilt sich hier in zwei Portionen, eine kräftige, die am radialen Teile der Basis des Metacarpale 1. inseriert, und in eine schwächere Portion, die in die Dorsalaponeurose des Daumens ausstrahlt. Dieser Muskel entspricht demjenigen, welchen Sommer als M. extensor pollicis brevis beschrieben hat. Er faßt aber in sich etwas mehr als das in der Anatomie des Menschen mit diesem Namen bezeichnete Gebilde. Der fragliche Gorillamuskel enthält nämlich in sich nicht nur einen Extensor pollicis brevis des Menschen, sondern auch denjenigen Teil des Abductor pollicis longus, der seinen Ansatz am Metacarpale 1 findet und funktionell als Abductor besteht.

Die Muskeln an meinem und an Sommers Gorilla, welche zusammen durch das erste Fach des Ligamentum carpi dorsale ziehen und also zusammen das radiale Segment der Extensormasse repräsentieren, entsprechen den Mm. abductor pollicis longus + extensor pollicis brevis des Menschen. Dieses radiale Segment der tiefen Extensormasse zeigt bei verschiedenen Gorillas in der Aufteilung so variable Verhältnisse (s. S. 345), daß es unstatthaft wird, die Namen aus der Anatomie des Menschen als Regel auf die Teilungsprodukte desselben anzuwenden.

Auf den dritten Muskelbauch, der sich aus der einheitlichen Muskelmasse bei meinem Gorilla loslöst, ist der Name M. extensor pollicis longus im Sinne der Anatomie des Menschen anwendbar, da die Endsehne durch das dritte Fach des Dorsalbandes zur Basis der Nagelphalanx des Daumens zieht.

Ebenso entspricht der am meisten ulnarwärts frei werdende Muskel einem menschlichen M. extensor indicis proprius, da die Sehne durch das 4. Fach des Bandapparates gemeinsam mit dem M. extensor digitorum communis durchläuft und an der Dorsalaponeurose des Zeigefingers endigt.

Bei allen bisher beschriebenen Gorillas ist, wie bei dem meinigen, die tiefe Extensormasse distalwärts in drei Hauptsegmente, ein ulnares, ein mittleres und ein radiales, geteilt. Das ulnare Segment, dessen Sehne durch das vierte Fach des Bandes zieht, gelangt immer nur zum 2. Finger, wo die Sehne bisweilen innigst mit derjenigen des M. extensor digitorum communis verbunden ist (Duver-

noy, Macalister, Chapman, Deniker, Symington, Hepburn, Sommer, Pira). Dieser Muskel ist also mit dem Extensor indicis proprius des Menschen homolog; er ist beim Gorilla oft sehr schwach entwickelt (Duvernoy, Bischoff, Deniker, Sommer), so daß er, wie Bischoff sagt: »schwerlich die charakteristische indicatorische Bedeutung desselben wie bei dem Menschen besitzt«, oder, wie Duvernoy schon im Jahre 1853 sich ausdrückte: »il a perdu l'usage spécial d'étendre de doigt indicateur. C'est une des plus intéressantes demonstrations des modifications fonctionelles, que des différentes parties d'un même plan éprouvent selon les besoins de la vie«. Nach Keith fehlte der Muskel bei einem Gorilla gänzlich.

Das mittlere Segment der tiefen Extensormasse endigt bei Gorilla mittelst einer Sehne, die durch das dritte Fach des Dorsalbandes zur Hand zieht. Hier endigt die Sehne stets an der Basis der Nagelphalanx des Daumens (Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira). Der Muskel ist also dem Extensor pollicis longus des Menschen gleichwertig. In einem Fall, beim Gorilla Hepburns, sandte der Muskel auch einen Sehnenzweig zum 2. Finger ab.

Das radiale Segment der tiefen Extensormasse, welches durch das erste Fach zur radialen Seite der Hand gelangt, weist beim Gorilla große Variationen auf. Es kann als ein einfacher Muskel, als zwei, ja selbst als drei Muskeln auftreten und seine Insertion am Carpus, Metacarpus oder am Daumen finden, was aus folgender von mir nach der Literatur gemachten Zusammenstellung hervorgeht.

Das radiale Segment der tiefen Extensormasse des Vorderarmes, welches durch das erste Fach des Ligamentum carpi dorsale zur Hand zieht, zeigt beim Gorilla folgende Modifikationen:

1. Ein einfacher Muskel mit Insertion:
   a) am Carpale 1. und an der Basis ossis metacarpalis 1., also = Abductor pollicis longus des Menschen (Macalister, Bischoff, Deniker);
   b) an der Basis ossis metacarpalis 1. und Phalanx 1. digiti 1. (Symington).
2. Zwei Muskeln mit Insertion:
   a) der radiale am Carpale 1. und an der Basis oss. metacarpalis 1., also = Abductor pollicis longus des Menschen; der ulnare an der Basis der Phalanx 1. digiti 1., also = Extensor pollicis brevis des Menschen (Chapman) [1];

[1] Chapman beschreibt zwar die beiden Muskeln nicht, sagt aber, daß

b) der radiale an der Basis ossis metacarp. 1.; der ulnare an der Basis ossis metacarpalis 1. und der Basis der Phalanx 1. digiti 1. (Hepburn);

c) der radiale am Carpale 1.; der ulnare an der Basis ossis metacarpalis 1. und an der Dorsalaponeurose des Daumens (Sommer, Pira).

3. Drei Muskeln mit Insertion:

a) der radiale am Carpus, der mittlere an der Basis der Phalanx 1. digiti 1. und der ulnare an der Palanx 1. digiti 1. (Duvernoy).

Für die Elemente des radialen Segmentes des Gorilla sind also nur ausnahmsweise Namen aus der Anatomie des Menschen verwendbar; dessenungeachtet sind doch von den meisten Forschern die erwähnten Elemente als Abductor pollicis longus, beziehentlich als Extensor pollicis brevis beschrieben worden.

Das Auftreten einer einheitlichen Muskelmasse am proximalen Teile des Vorderarmes, aus welcher sich distal die tiefen Strecker erst sondern, stellt für Gorilla einen primitiven Zustand dar. Nach Bischoff, Gegenbaur u. a. kommen nämlich ursprünglich die tiefen Streckersehnen der Finger aus nur einem Muskel hervor, der übrigens oft eine größere Vollständigkeit in der Versorgung der Finger zeigt, als das beim Gorilla und Menschen Regel ist. Bei ihnen werden nur der 1. und 2., vielleicht auch der 5. Finger versorgt, wenn man den M. extensor digiti quinti proprius zur tiefen Schichte rechnet (vgl. S. 343). Eine primitive Anordnung fand Deniker beim Gibbonfötus, da hier ein gemeinsamer Extensor digitorum profundus mit den Sehnen für den 2., 3., 4. und 5. Finger vorhanden war. Bei den meisten Halbaffen gehen Extensorsehnen aus der tiefen Schicht zum 1., 2. und 3. Finger ab, was auch bei den meisten Platyrrhina und Catarrhina der Fall sein soll. Bei einigen Affen (*Ateles*, manchmal *Cebus*, *Cercopithecus*, *Hylobates*) kann noch eine Sehne zum 4. Finger hinzukommen. In diesen Fällen ist es der hoch differenzierte M. extensor indicis proprius oder, besser ausgedrückt, das ulnare Segment der tiefen Extensormasse, welches Sehnen nicht nur zum 2. Finger, sondern auch zum 3., beziehentlich zum 3. und 4. Finger abgibt. Aus dem Extensor indicis proprius kann der 3. Finger auch beim Orang und beim Schimpanse eine Sehne erhalten. Also auch bei den An-

---

Extensor ossis metacarpalis pollicis und Extensor primi internodii pollicis bei dem von ihm untersuchten Gorilla »in no wise different from man« waren.

thropomorphen kommt bisweilen ein Rückschlag zu primitiveren Verhältnissen vor. »Von diesem Gesichtspunkt sind auch die Fälle zu beurteilen, in welchen beim Menschen Abzweigungen der Endsehnen bestehen« (GEGENBAUR). Bisweilen kann die Reduction der tiefen Extensorsehnen, die ja bei den Anthropomorphen in der Regel zum gänzlichen Fehlen der Sehnen zum 3. und 4. Finger führt, eine andere Richtung nehmen. So fand DUVERNOY bei zwei Orangen, daß der M. extensor indicis proprius fehlte, bei beiden Tieren hingegen ein M. extensor medius proprius vorhanden war.

Die Verhältnisse der tiefen Extensoren beim Gorilla, insbesondere des oben erwähnten sehr variablen Baues der Streckermuskulatur des Daumens, scheinen mir obiger Anschauung nach folgender Weise ihre entwicklungsgeschichtliche Erklärung zu bekommen. Ursprünglich lag an der Rückseite des Vorderarmes eine tiefe Muskelschichte vor, welche Sehnen zu allen 5 Fingern abgab. Die Portion dieser Muskelschichte, welche die Sehne für den 5. Finger lieferte, trennte sich schon früh von der übrigen Muskelmasse, emanzipierte sich als ein selbständiger Muskel und verlagerte sich zur oberflächlichen Schichte als M. extensor digiti quinti proprius. Die restierende Muskelmasse, die in Verbindung mit den 4 radialen Fingern stand, sonderte sich in zwei Portionen, eine ulnare mit Beziehung zu dem 2., 3. und 4. Finger und eine radiale mit Beziehung zum Daumen. Die ulnare Portion wurde danach wenigstens bezüglich des Sehnenteils, wahrscheinlich aber auch betreffs des Muskelteils rückgebildet, so daß sie nur ihre Beziehung zum 2. Finger beibehielt, d. h. zu einem M. extensor indicis proprius wurde. Die radiale Portion wurde zweigeteilt, in ein ulnares und ein radiales Segment. Das ulnare von diesen behielt seine Beziehung zum ganzen Daumen bis zur Nagelphalanx desselben bei und trat als M. extensor pollicis longus auf. Das radiale Segment behielt ebenfalls seine Beziehung zum Daumen, aber nur zum proximalen Teile desselben, zum Metacarpalknochen und zur Basalphalanx, beziehentlich auch zum Carpus: Carpale 1. Der Aufteilungstrieb der ganzen Muskelmasse ist aber auf dieses, nur selten einheitliche, radiale Segment fortgepflanzt, die Aufteilungsweise aber beim Gorilla in hohem Grade undezidiert (s. S. 345). Beim Menschen ist die Aufteilungsweise eine konstante; der eine Teil bezieht sich auf Basalphalange des Daumens, wirkt also als ein Strecker des Daumens in dem Metacarpo-phalangeal-Gelenk; er ist ein Extensor pollicis brevis. Der andere Teil erhält Beziehung zum basalen Ende

des Metacarpale 1., wirkt also auf das Carpo-metacarpal-Gelenk des 1. Fingers und abduziert den Daumen. Er ist ein M. abductor pollicis longus. Die wenig scharfe Aufteilungsweise des radialen Muskelsegmentes und die damit zusammenhängende, nur wenig bestimmte Wirkungsweise desselben auf den Daumen hängt ohne Zweifel mit der Reduction des Gorilladaumens zusammen. Diese Reduction gibt sich auch, wie wir vorher gesehen haben, im Bau des langen Beugers des Daumens kund.

M. supinator. Der kräftige Muskel entspringt und inseriert bei meinem Gorilla im großen und ganzen wie beim Menschen. Er erstreckt sich bei meinem Gorilla vielleicht etwas weiter distalwärts am Radius als beim Menschen. Das Insertionsgebiet des Muskels reicht beim Gorilla bis zur Mitte des Knochens, nimmt beim Menschen dagegen nur das proximale Drittel des Knochens ein. Beim Gorilla Duvernoys nahm die Insertion des M. supinator ein Drittel des Radius ein; bei den Exemplaren von Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn und Sommer zeigte der Muskel keinen Unterschied von demjenigen des Menschen.

Bis zur Mitte des Radius ebenso wie bei meinem Gorilla erstreckt sich der Muskel bei einigen niederen Formen, z. B. bei *Erinaceus*. Bei *Manis* und *Cyclothurus* kann die Insertion den ganzen oder fast den ganzen Radius einnehmen. Oft fehlt bei den Säugetieren dem Muskel ein Ulnarursprung, z. B. bei Monotremata, *Erinaceus* und einigen Prosimiae. Der Muskel entspringt bei den Affen im allgemeinen vom Epicondylus lateralis humeri, vom Ligamentum annulare radii und vom proximalen Teile der Ulna, also ebenso wie beim Gorilla und Menschen.

6. Muskeln der Hand.

A. Muskeln des Daumenballens.

Der Daumenballen oder Thenar wird beim Gorilla von denselben Muskeln wie beim Menschen gebildet, d. h. von Abductor pollicis brevis, Opponens pollicis, Flexor pollicis brevis und vom Adductor pollicis.

M. abductor pollicis brevis. Er kann beim Gorilla sowohl vom Carpus und vom Ligamentum carpi transversum (Duvernoy, Macalister?, Chapman, Bischoff?, Deniker) als vom Lig. carpi transv. allein, ohne Beziehung zum Carpus (Hepburn, Sommer, Pira), entspringen. — Die Insertion findet am radialen Rande der Basis

der ersten Phalange des Daumens statt (Duvernoy, Macalister, Chapman, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira).

M. opponens pollicis. Er entspringt bei meinem Gorilla vom Ligamentum carpi transversum und vom Carpale 1.; er inseriert an Corpus und Capitulum des Metacarpale 1., verhält sich also wie beim Menschen, was auch von Macalister, Chapman, Bischoff, Hepburn und Sommer gefunden worden ist. Bisweilen ist er innigst mit dem M. flexor pollicis brevis verbunden (Sommer, Pira).

Unter den Namen »l'opposant du pouce, carpo-métacarpien« beschreibt Duvernoy einen zweigeteilten Muskel, der vom »Ligament palmaire« entspringt und teils sehnig, teils fleischig am radialen Rande der Basis der 1. Phalange des Daumens sich festheftet. Diese Beschreibung scheint mir besser auf einen Flexor oder selbst auf einen Abductor als auf einen Opponens beziehbar zu sein.

M. flexor pollicis brevis. Er besteht bei meinem Gorilla nur aus einem Kopfe, welcher dem oberflächlichen, radialen beim Menschen entspricht. Ein einköpfiger Flexor pollicis brevis war auch bei den von Bischoff?, Hepburn und Sommer untersuchten Gorillas vorhanden. Macalister und Chapman? beschreiben aber den Muskel als einen zweiköpfigen. Unter dem Namen »Court fléchisseur du pouce« führt Duvernoy für den Gorilla einen Muskel auf, der von der Facies palmaris des Metacarpale 3. entspringt und sich »à la phalange du pouce« inseriert. Dieser Muskel scheint mir mehr einem Teil des Adductor pollicis als einem Flexor pollicis brevis zu entsprechen.

Nach Hepburn scheint es unter den höheren Primaten eigentlich nur der Gibbon zu sein, der einen echten zweiköpfigen Flexor pollicis brevis besitzt, da beide Köpfe hier vom N. medianus versorgt werden. Beim Menschen wird ja der radiale, oberflächliche Kopf von dem N. medianus, der ulnare tiefe Kopf hingegen vom N. ulnaris versorgt, welcher auch den Adductor pollicis innerviert. Der tiefe Kopf des M. flexor pollicis brevis des Gibbon ist also nicht dem Muskel des Menschen gleichwertig. Dieses Verhalten soll folgenderweise zustande gekommen sein. Durch eine kräftige Ausbildung der proximalen Teile des Adductor pollicis, insbesondere des Caput obliquum desselben, eines Muskels, der übrigens dem Gibbon fehlt, wird der ulnare, tiefe Kopf des Flexor pollicis brevis mehr und mehr verdrängt, so daß er zuerst rudimentär, wie z. B. beim Schimpanse, erscheint, dann zur vollständigen Rückbildung, wie oftmals beim Gorilla, gebracht worden ist. Endlich wird er, wie beim Menschen, von einem Teile des Adductor pollicis mit der Innervation

dieses Muskels ersetzt. Leider hat MACALISTER, welcher den M. flexor pollicis brevis beim Gorilla als zweiköpfig beschreibt, nichts über die Innervationsverhältnisse der beiden Köpfe erwähnt.

M. adductor pollicis. Er besteht beim Gorilla nach BISCHOFF, DENIKER, HEPBURN, SOMMER und mir aus zwei Köpfen, einem Caput transversum und einem Caput obliquum. Der Ursprung des Muskels kann das distale Drittel (HEPBURN) oder die distale Hälfte (SOMMER, PIRA) des Metacarpale 2., das ganze Metacarpale 3. (DUVERNOY, MACALISTER?, CHAPMAN?, BISCHOFF?, SOMMER, PIRA) oder nur die proximale Hälfte desselben, sowie die proximale Hälfte des Metacarpale 4. (SOMMER) in Anspruch nehmen. Dazu kann auch ein Ursprung vom Carpus in der Nähe des Carpale 3. kommen (HEPBURN). — Die Insertion findet an der ulnaren Seite der Basis der 1. Phalange des Daumens statt (DUVERNOY, MACALISTER, CHAPMAN, BISCHOFF, HEPBURN, SOMMER, PIRA).

B. Muskeln des Kleinfingerballens.

Die Muskulatur des Hypothenars ist bei meinem Gorilla deutlich in drei Muskeln gesondert, welche im Ursprung und in der Insertion ebenso wie die normalen Abductor digiti quinti, Flexor brevis digiti quinti und Opponens digiti quinti des Menschen sich verhalten. Ganz gleiche Verhältnisse scheinen nach den Angaben der Autoren auch die meisten untersuchten Gorillas aufgewiesen zu haben mit Ausnahme desjenigen, welchen DUVERNOY beschreibt. Bei ihm ist der M. opponens digiti quinti untrennbar mit dem Flexor brevis digiti quinti verwachsen. Bei den Gorillas HEPBURNS und SOMMERS sind beide Muskeln im Ursprung innig miteinander verwachsen.

Jegliche Andeutungen eines M. palmaris brevis fehlen bei meinem Gorilla. Der Muskel fehlte auch dem Gorillafötus DENIKERS und den von BISCHOFF und HEPBURN untersuchten Exemplaren. Er war indessen bei den von DUVERNOY, DENIKER (Gorilla juv.) und SOMMER untersuchten Tieren verschieden gut entfaltet.

C. Die mittleren Handmuskeln.

Mm. lumbricales. Sie sind vorher (S. 337) zusammen mit dem Flexor digitorum profundus behandelt worden.

Mm. interossei. Sie zeigen bei meinem Gorilla ebenso wie bei den von SYMINGTON, HEPBURN und SOMMER untersuchten Tieren

die gleiche Anzahl und Anordnung wie normalerweise beim Menschen. Beim Gorilla sind also drei einköpfige volare und vier zweiköpfige dorsale Interossei vorhanden. Die volaren wirken als Adductoren des 2., 4. und 5. Fingers, die dorsalen als Abductoren des 2., 3. und 4. Fingers. Die Achse der Ad- und Abductionsbewegungen liegt in der distalen Verlängerung des 3. Mittelhandknochens, d. h. in der Mittellinie der Hand, was die Regel bei Säugetieren zu sein scheint, wennschon Ausnahmen bekannt sind. So ist z. B. bei *Lemur* die erwähnte Achse durch den 4. Finger gelegt zu denken, d. h. die Interossei dorsales sind gegen den 4. anstatt gegen den 3. Finger gerichtet.

Außer den oben geschilderten Interossei war bei den von Macalister und Bischoff untersuchten Gorillas volarwärts ein überzähliger Muskel vorhanden, welcher im 3. Interstitium gelegen zu sein schien und zum 3. Finger zog. Bischoff beschreibt ihn als eine Abspaltung des Interosseus dorsalis 3. Nach Hepburn kommen beim Schimpanse solche überzählige Muskeln volarwärts nicht nur im 3., sondern auch im 2. und 4. metacarpalen Interstitium vor. Diese überzähligen Muskeln muß man entweder als Abspaltungen der Interossei dorsales oder als Interossei volares betrachten. Wenn sie echte Interossei volares sind, so ist also deren Anzahl erheblich groß, was interessant ist, da der Bau der Hand dadurch primitive Verhältnisse zeigt. Die normalerweise nur in der Dreizahl auftretenden Interossei volares der höheren Säugetiere sind Reste der Mm. flexores breves profundi der niederen Säuge- und Wirbeltiere. Diese Muskeln ziehen zu der Grundphalanx aller fünf Finger. Waren also die Gorillas Macalisters und Bischoffs mit vier echten Interossei volares versehen, so zeigten die Hände dieser Tiere einen ursprünglicheren Bau, als er in der Regel beim Gorilla sich nachweisen läßt. Bei *Hylobates agilis* ziehen 4 Interossei accessorii von der Palma manus zu den Fingern (Fitzwilliams).

Mm. contrahentes. Sie fehlen meinem Gorilla gänzlich. Über diese Muskeln äußern sich nur Bischoff, Hepburn, Keith und Sommer. Bischoff und Sommer vermißten sie. Hepburn ist geneigt, den Adductor pollicis obliquus als einen Contrahens zu betrachten, und Keith gibt an, daß die Mm. contrahentes des 4. und 5. Fingers beim Gorilla, obgleich selten, vorhanden sein können.

Die Mm. contrahentes, die bei den Säugetieren hier und da, wenn verschieden stark reduziert, vorkommen, sind oft als Adductoren bezeichnet worden. Sie entspringen nach Leche in der Gegend

der Handwurzel von der die Mm. interossei bedeckenden Fascie. Ein jeder dieser Muskeln inseriert an der Basis der Grundphalanx desjenigen Fingers, auf welchen er wirkt. Bei den Formen, bei welchen sie nicht gänzlich verschwunden sind, wechselt ihre Anzahl, was auf eine verschieden weit gehende Reduction zurückzuführen ist. Unter den Primaten kommen die Mm. contrahentes in ihrer ursprünglichen Anzahl beim *Tarsius* vor, welcher einen Contrahens für jeden Finger besitzt. *Ateles* hat für jeden funktionsfähigen Finger, d. i. für den 2.—5., einen Contrahens aufzuweisen. Bei ihm sind also vier Contrahentes erhalten geblieben. Drei Mm. contrahentes sind beim *Hylobates* nachgewiesen worden, nämlich diejenigen für den 2., 4. und 5. Finger. Zwei Contrahentes, diejenigen für den 4. und 5. Finger, sind bei *Hapale*, *Cynocephalus* und Schimpanse vorhanden. Bei *Macacus*, *Cercopithecus* und Orang ist nur ein M. contrahens, derjenige für den 5. Finger, nachweisbar. Beim Orang kann auch dieser Muskel fehlen (Bischoff, Langer). Beim Menschen scheinen die Mm. contrahentes ebenso wie beim Gorilla fast ausnahmslos vollständig reduziert zu sein; bei ersterem ist dies vielleicht nicht so vollständig wie bei letzterem der Fall, falls man den tiefen Kopf des Flexor pollicis brevis des Menschen, d. h. einen Teil des Adductor obliquus pollicis (s. S. 349) mit Recht für einen M. contrahens ansehen darf. Dieser Kopf kommt in der Regel dem Menschen zu, scheint aber dem Gorilla zu fehlen.

Der komplizierte Bewegungsapparat der Hand des Gorilla ist nicht durch neu hinzugekommene Muskeln zustande gekommen, sondern durch die Sonderung und Ausbildung von schon bei niederen Formen vorhandenen Muskeln. Geltung gewannen außerdem die Reductionen an einzelnen Muskel-, beziehentlich Sehnenpartien, ja selbst an ganzen Muskeln. Wie z. B. die oberflächlichen und tiefen, langen Beuger und Strecker der Finger aus ursprünglich einheitlichen Muskelmassen sich gesondert haben, und wie das Fehlen einer Sehne oder eines der Muskelbäuche an den verschiedenen Fingern als Rückbildungserscheinung zu deuten sei, ist vorher hervorgehoben worden. Die oberflächlichen Muskeln des Thenars und des Hypothenars, das sind die Mm. abductor pollicis brevis, Flexor pollicis brevis (oberflächlicher Kopf), opponens pollicis, palmaris brevis, flexor digiti quinti brevis und opponens digiti quinti, sind nach Ribbing Reste der Mm. flexores breves superficiales, wie sie bei *Ornithorhynchus* noch vorhanden sind.

Die Interdigitalmembranen sind bei meinem Gorilla in den

verschiedenen Interdigitalspatien verschieden stark entwickelt. Am kräftigsten ist die Hautfalte zwischen 4. und 5. Finger, wo sie sich über die ganzen Grundphalangen ausdehnt. HARTMANN fand bei einem Gorilla zwischen dem 1.—5. Finger Bindehäute, welche mit ihrem dicken, faltigen Hautbelag bis in die Nähe der Gelenke zwischen 1. und 2. Fingergliede heranreichten. HARTMANN fügte aber hinzu: »dies Verhalten variiert indessen und habe ich die Finger an den Häuten gewisser alter und junger männlicher wie weiblicher Gorillas freier gesehen als an denen anderer Exemplare«. Beim Gorilla SOMMERS erstreckten sich die Interdigitalmembranen bis zur Grenze des proximalen und mittleren Drittels der Grundphalanx der Finger.

Inhalt.

Seite

Einleitung . . . . . 309—313

I. Muskeln der vorderen Extremität.

1. Muskeln zwischen der Dorsalseite des Rumpfes und der vorderen Extremität:

M. trapezius 313
M. latissimus dorsi 315
M. rhomboides 316
M. levator scapulae 316

2. Muskeln zwischen der Ventralseite des Rumpfes und der vorderen Extremität:

M. omo-cervicalis 317
M. pectoralis major 318
M. pectoralis minor 320
M. subclavius 321
M. serratus anterior 321

3. Muskeln der Schultergegend:

M. deltoides 323
M. supraspinatus und M. infraspinatus 323
M. teres major 324
M. teres minor 324
M. subscapularis 324

4. Muskeln des Oberarmes:

A. Vordere Gruppe

M. biceps brachii 324
M. coraco-brachialis 326
M. brachialis 326

B. Hintere Gruppe

M. triceps brachii 327
M. anconaeus 328
M. latissimo- condyloideus 328

Seite

5. Muskeln des Vorderarmes:
A. Muskeln der Beugeseite
α. Oberflächliche Schichte
M. pronator teres 329
M. flexor carpi radialis 330
M. flexor digitorum sublimis 330
M. flexor carpi ulnaris 332
M. palmaris longus 332
β. Tiefe Schichte
M. flexor pollicis longus 333
M. flexor digitorum profundus 334
Mm. lumbricales 337
M. pronator quadratus 337
B. Muskeln der Streckseite
α. Oberflächliche Schichte
M. brachio-radialis 338
M. extensor carpi radialis longus 339
M. extensor carpi radialis brevis 340
M. extensor digitorum communis 341
M. extensor digiti quinti proprius 342
M. extensor carpi ulnaris 343
β. Tiefe Schichte
Mm. extensores digitorum profundi 343
M. supinator 348
6. Muskeln der Hand:
A. Muskeln des Daumenballens
M. abductor pollicis brevis 348
M. opponens pollicis 349
M. flexor pollicis brevis 349
M. adductor pollicis 350
B. Muskeln des Kleinfingerballens
M. abductor digiti quinti. 350
M. flexor brevis digiti quinti 350
M. opponens digiti quinti 350
M. palmaris brevis 350
C. Die mittleren Handmuskeln
Mm. interossei 350
Mm. contrahentes 351
Die Interdigitalmembranen 352

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Zürich.

Beiträge zur Myologie der Primaten.

II.

1. Die Gruppe: Sterno-cleido-mastoideus, Trapezius, Omo-cervicalis.
2. Die Gruppe: Levator scapulae, Rhomboides, Serratus anticus.

Von

Dr. **Adalbert Schück**, Prag.

Mit 46 Figuren im Text.

Im Anschluß an meine erste Mitteilung über die Mm. latissimus dorsi und latissimo-tricipitalis (Morphol. Jahrb. XLV. Bd.) bringe ich hier den zweiten Beitrag, zu dem ich die nötigen Untersuchungen seinerzeit im anatomischen Institut der Universität Zürich ausgeführt habe. Dem Direktor des Instituts, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Georg Ruge, auf dessen Anregung ich auch diese Arbeit unternommen habe, möchte ich für den mir stets freundlichst gewährten Rat meinen allerbesten Dank aussprechen. —

Vorerst will ich, nach den einzelnen Muskeln geordnet, die anatomischen Tatsachen beschreiben, um in den letzten Kapiteln die Übersicht der Innervation und die Morphologie der untersuchten Muskeln zu geben.

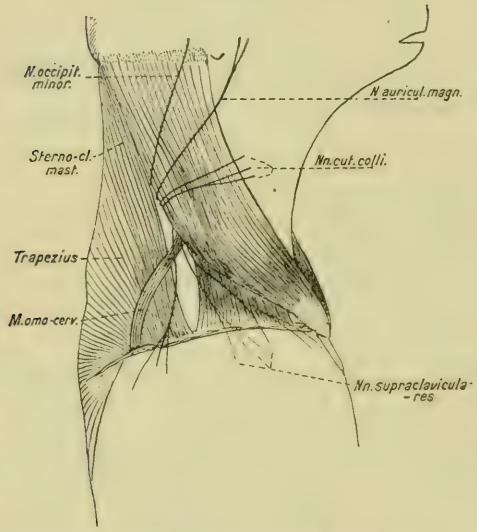
I. Die Gruppe Sterno-cleido-mastoideus, Trapezius, Omo-cervicalis.

1. M. sterno-cleido-mastoideus.

Vorbemerkung. Ich habe bei diesem Muskel die zwei Bezeichnungen »Ursprung« und »Ansatz« in der üblichen Weise gebraucht, obzwar es nicht immer ganz folgerichtig ist; wie aus der Fig. 1 ersichtlich ist, ist der M. st.-cl.-m. in der Occipitalregion mit dem M. trapezius zu einer einheitlichen Muskelmasse vereinigt, deren An-

heftungslinie von dem Porus acusticus der einen Seite bis zum Porus acusticus der anderen Seite kontinuierlich verläuft und nur in der Medianebene durch das Septum nuchae leicht getrennt wird. Auch die Befestigungen an der Clavicula finden so dicht nebeneinander statt, daß ohne Frage an eine gleichsinnige, koordinierte Wirkung der beiden Muskeln gedacht werden muß; d. h. bei fixiertem Schultergürtel bewegen sie gemeinsam den Kopf, und bei fixiertem Kopf wirken sie zusammen auf den Schultergürtel und indirekt auf den Thorax als Heber bei der Inspiration. Es ist daher bei Beschreibung des Trapezius die Bezeichnung occipitaler Ursprung und bei Beschreibung des St.-cl.-mast. die Bezeichnung occipitaler Ansatz nur mit diesem Vorbehalt gebraucht worden. —

Fig. 1.



Nycticebus tardigradus. 1/2 n. Gr. Der M. trapezius und M. st.-cl.-m. einheitlich. Der M. omo-cervicalis inseriert am Acromion, dem Trapezius aufgelagert. Nn. supraclaviculares, cutanei colli, auricularis magnus, occipit. minor.

Beim *Nycticebus tardigradus* ist der Muskel zweiköpfig; die Clavicularportion ist deutlich bis zum Occipitale getrennt; erst dicht vor dem Ansatz verbindet sich der orale Rand mit der darüber liegenden Sternalportion, der aborale Rand inseriert dagegen selbständig am Occipitale, wo er vom M. splenius capitis bedeckt wird. Die Clavicularportion entspringt als breiter, flacher und dünner Muskel direkt von der Pars sternalis claviculae; der Ursprung reicht bis zum Ansatz des Trapezius. Unter der Sternalportion schließen sich die Fasern ein wenig zusammen, so daß der Muskel etwas dicker wird. Der aborale Rand ist durch eine bindegewebige Membran mit dem Rande des Trapezius verbunden. — Die Sternalportion entspringt mit einer dicken, starken Sehne von dem cranialen Rande des Manubrium sterni, mit wenigen dünnen Fasern auch von dem Sternoclavicular-Gelenk. Dieser Kopf, der anfangs spindelrund ist, wird allmählich breit und flach und ver-

bindet sich, zum Occipitale hinaufsteigend, mit dem benachbarten M. trapezius so fest, daß am Occipitale überhaupt nur noch eine einheitliche Muskelmasse vorhanden ist, die gar nicht in die zwei Muskeln getrennt werden kann. So reicht diese einheitliche Muskelplatte vom Gehörgang bis zum Septum nuchae[1]; sie ist am Occipitale, linea occipitalis, mit dünner Sehne angeheftet. Durch den verhältnismäßig schmalen Spalt, der am Halse zwischen dem M. trapezius und dem M. st.-cl.-m. übrig bleibt, tritt der M. omocervicalis aus der Tiefe hervor; außerdem kommen hier noch mehrere Nerven zum Vorschein: N. occipitalis minor, N. auricularis magnus, Nn. cut. colli, Nn. supraclaviculares. —

Innervation: beide Köpfe durch N. XI. und C_2.

Lemur macaco. Die Sternalportion ist zweigeteilt; die beiden Teile entspringen sehnig vom Manubrium sterni und zwar der obere, stärkere Teil vom Außenrande der Incisura jugularis des Sternums, der darunter liegende schwächere Teil vom oberen Rande der Incisur; die beiden Teile sind zwar deutlich voneinander getrennt, doch ganz dicht aneinander gelagert, und es wurden auch in einem Falle schmale Muskelbrücken vorgefunden, die die beiden Teile der Sternalportion miteinander verbanden. Diese zwei Sternalköpfe laufen getrennt zum Occipitale; erst in der Nähe des Ansatzes verbinden sie sich zu einem einheitlichen Muskelbauch, der vom Porus acusticus bis nahe an die Medianlinie des Nackens an der Crista occipitalis sehnig inseriert. Da der M. trapezius mit einem sehr schmalen Zipfel ebenfalls bis zur Crista occipitalis reicht, so sind die beiden Muskeln hier einander so stark genähert, daß zwischen ihnen nur ein ganz enger Zwischenraum übrig bleibt.

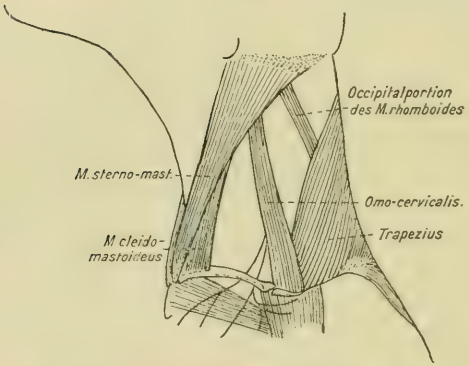
Die Clavicularportion war in den beiden untersuchten Fällen als ein selbständiger M. cleido-mastoideus von dem übrigen Muskel getrennt. Dieser M. cleido-mastoideus entspringt mit einem platten, dünnen, fleischigen Ursprung von der Pars sternalis claviculae; der Ursprung ist so breit, daß er in einem Falle beinahe die Hälfte der Clavicula einnimmt. Der Muskel wird gegen den Ansatz etwas dicker, indem die Muskelfasern ein wenig zusammentreten, so daß er auf dem Querschnitte eine nahezu ellipsoide Form bekommt. Mit

[1] Ich gebrauche stets die Bezeichnung Septum nuchae (wie es H. Virchow vorgeschlagen hat), weil ich in der Tat bei allen untersuchten Exemplaren in der Medianebene in den obersten Muskelschichten nur ein bindegewebiges Muskelseptum, jedoch nicht ein Ligament, vorgefunden habe (siehe auch H. Virchow 1909, S. 142).

kurzer platter Sehne inseriert der Muskel, von der Sternalportion gänzlich verdeckt, caudal vom Porus acusticus. Diese Befunde stimmen mit der Beschreibung von Murie und Mivart (1872, S. 16) in der Hauptsache überein. Nach Burmeister (zit. bei Murie und Mivart 1872, p. 37) ist dieser Muskel auch bei *Tarsius* ganz in zwei selbständige Portionen getrennt und zwar in einen M. cleido-mastoideus und in einen M. sterno-mastoideus. —

Zwischen dem M. cleido-mastoideus und dem ihn zum größten Teil bedeckenden M. sterno-mastoideus verlaufen zwei Äste vom N. accessorius für die beiden Bäuche der Sternalportion, die Clavicularportion erhält dagegen in beiden Fällen bloß Äste von Cervicalnerven und zwar einmal C_2 und C_3, einmal nur C_2. Auf der Fig. 2 konnte die Zweiteilung der Sternalportion nicht zur Darstellung kommen, weil die beiden Portionen dicht übereinander lagen.

Fig. 2.



Lemur macaco. 1/2 n. Gr. Mm. sterno-mastoideus, cleido-mastoideus, Omo-cervicalis, trapezius und die Occipitalportion des M. rhomboides. Die Nn. supraclaviculares laufen unter der Clavicula.

Cebus apella. Ganz andere Zustände als bei den Halbaffen wurden bei den Westaffen vorgefunden. Bei *Cebus apella* entspringt der zweiköpfige Muskel mit einer kurzen starken Sehne von der Ventralfläche des Manubrium sterni und muskulös von der Articulatio sterno-clavicularis sowie der Pars sternalis claviculae. Die beiden Köpfe liegen so dicht aneinander gelagert, daß sie auf den ersten Blick den Eindruck eines einheitlichen Muskels machen; tatsächlich besteht ein durchgehender Spalt zwischen den zwei Köpfen nur bis zur Hälfte der ganzen Länge, denn nachher vereinigen sich die beiden Bäuche zu einem Muskel, der caudal und lateral vom Porus acusticus inseriert; der Ansatz am Occipitale erfolgt mit einer kurzen starken Sehne.

Der Ursprung der Clavicularportion ist sehr ausgedehnt, er nimmt mehr als die Hälfte der Schlüsselbeinlänge ein; trotzdem ist er vom Ansatz des M. trapezius sehr weit entfernt, da dieser gar

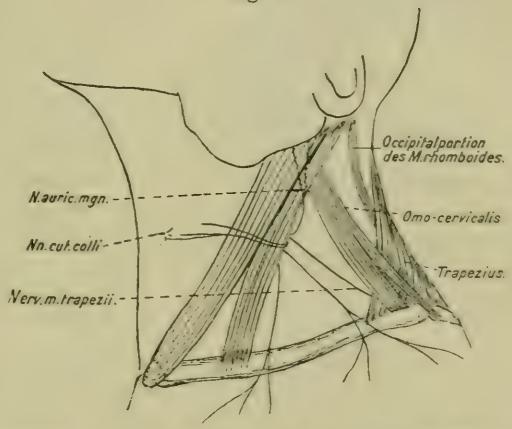
nicht auf die Clavicula hinübergreift, sondern nur bis zur Articulatio acromio-clavicularis reicht.

Die Innervation (XI. + C_2) erfolgt in den gemeinsamen, noch nicht getrennten Muskel, in dem sich sofort ein Nervenplexus bildet. —

Beim *Cebus flavus* entspringt die Sternalportion mit einer starken Sehne von der Ventralfläche des Manubrium sterni und von der Gelenkkapsel der Sterno-clavicular-Verbindung; die beiderseitigen Sternalköpfe treffen in der Medianebene zusammen. Dicht neben der Sternalportion liegt der Clavicularkopf, der fleischig am Oberrande der Clavicula befestigt ist. Die beiden Muskelköpfe sind bis zum Ansatz selbständig und nur durch dünne Muskelbrücken miteinander verbunden. Der Ansatz am Occipitale — vom Porus acusticus an der Crista occipitalis bis nahe zur Medianlinie des Nackens hart an den Ursprung des M. trapezius reichend — erfolgt ebenfalls getrennt.

In einem Falle wurde ein dünner, jedoch ganz selbständiger M. cleido-occipitalis beobachtet, der nur als eine abgetrennte Portion des Clavicularkopfes betrachtet werden konnte; die Muskelfasern verliefen genau parallel zu denen der Clavicularportion und auch der Ursprung sowie der Ansatz waren vollständig gleichartig, ebenso die Innervation. Dieser selbständige M. cleido-occipitalis erhielt, wie der übrige Muskel in beiden Fällen, seine Nerven aus dem N. XI. und dem mit ihm verbundenen C_3.

Fig. 3.



Ateles ater. 1/2 n. Gr. M. st.-cl.-m., M. omo-cervicalis, M. trapezius und die Occipitalportion des M. rhomboides.

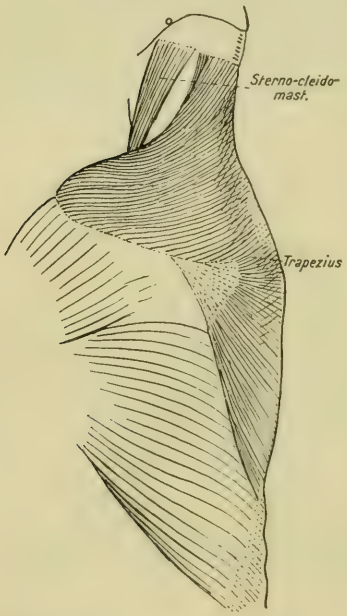
Beim *Ateles ater* sind die beiden Köpfe vom Ursprung bis zum Ansatz getrennt; die Sternalportion entspringt sehnig vom Manubrium sterni, die Clavicularportion fleischig vom sternalen Drittel der Clavicula. Die beiden Muskeln, ein M. sterno-mastoideus und ein M. cleido-mastoideus, liegen zuerst nebeneinander; gegen die craniale Hälfte hin schiebt sich der M. sterno-mastoideus über den

M. cleido-mastoideus, so daß sie an der Insertion, die an der Linea occipitalis erfolgt, zum Teil übereinander gelagert erscheinen.

Die beiden Köpfe erhalten je einen Ast aus dem N. XI., dem sich zuvor ein Zweig des C_2 zugesellt hat.

Cynocephalus hamadryas. Die Sternalportion entspringt in diesem Falle nicht allein vom Manubrium sterni, sondern auch noch von der dorsalen Fläche der Clavicula und dem Sternoclaviculargelenk; dicht daneben, nur durch eine dünne Schicht von lockerem Bindegewebe getrennt, entspringt von der Clavicula die zweite Portion. Die beiden Köpfe vereinigen sich erst nahe an der Insertion, die caudal vom Porus acusticus an der Crista occipitalis bis nahe zum M. trapezius reicht. Die beiderseitigen sternalen Teile treten am Manubrium aneinander.

Fig. 4.



Cynocephalus hamadryas. 1/4 n. Gr. M. trapezius und Sterno-cleido-mastoideus.

Der Muskel erhielt seine Nervenversorgung aus dem N. XI.; ein Zuschuß von Cervicalnerven konnte in diesem Falle nicht nachgewiesen werden.

Beim *Cynocephalus babuin* kann man kaum noch von zwei Köpfen sprechen. Hart am Ursprung läßt sich zwar eine kurze Strecke hindurch eine Zweiteilung nachweisen, weiter jedoch verläuft der ganze Muskel als ein einheitliches Gebilde. Der M. st.-cl.-m. entspringt bei diesem Cynocephaliden vom Manubrium sterni, vom Sterno-clavicular-Gelenk und vom äußersten Rande der Extremitas sternalis claviculae. Die Insertion erfolgt fleischig am Occipitale; nur eine kleine Partie, lateral vom Porus acusticus, ist sehnig.

Auch in diesem Falle konnte ich nur Äste vom Accessorius nachweisen.

Pagenstecher (1865, S. 129) beschreibt den Muskel bei einem Mandrill und sagt, daß die Clavicularportion gut entwickelt war.

Papio anubis. Bei dem untersuchten Exemplar wurde ein dreiköpfiger St.-cl.-m. vorgefunden. Der Sternalkopf entspringt mit

starker Sehne direkt vom Oberrande der Incisura jugularis des Manubrium, ohne die Clavicula zu berühren. Die beiderseitigen Sternalköpfe stoßen in der Medianebene zusammen. Der Clavicularkopf ist zweiteilig; die äußere — ventrale — Portion entspringt von der ventralen Fläche der Pars sternalis claviculae, die innere (dorsale) Portion dagegen von der hinteren, inneren Fläche der Clavicula. Alle drei Köpfe lagen so dicht aneinander und nebeneinander gelagert, daß sie beim ersten Betrachten als ein einheitlicher Muskel erschienen sind; doch waren sie trotzdem deutlich selbständig, denn sie konnten bis nahe an den Ansatz mit dem Skalpellheft getrennt werden. Erst hier verbinden sich diese drei Köpfe zu einem Muskel, der an der Crista occipitalis sehnig befestigt ist. Michaelis (1903, S. 213) hat bei einem *Cynocephalus anubis* einen zweigeteilten Cleido-mastoideus vorgefunden.

Innervation: N. XI. und C_2.

Macacus cynomolgus. Der Muskel ist nur am Ursprung zweiköpfig; der Sternalkopf entspringt sehnig vom Manubrium sterni, der Clavicularkopf von der Außenseite der Pars sternalis claviculae. Kurz nach dem Ursprung verbinden sich die beiden Bäuche zu einem einheitlichen Muskel, der mit einer kurzen starken Sehne an der Crista occipitalis (bis zum Porus acusticus) inseriert. Der Muskel erhält nur Zweige vom N. accessorius. —

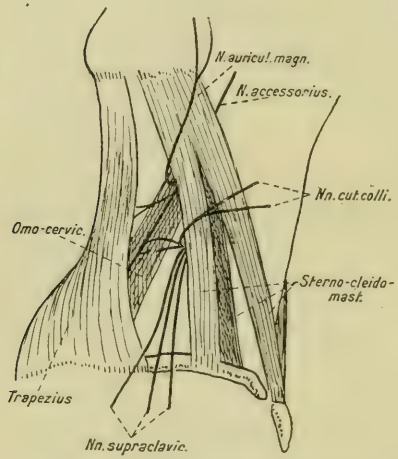
Im Gegensatz zu den eben beschriebenen Befunden ist bei einem *Macacus maurus* ein deutlich in zwei Köpfe getrennter Muskel vorgefunden worden. Die Sternalportion hatte ihren Ursprung am Manubrium sterni, an der Gelenkverbindung und an der Clavicula, die Clavicularportion entsprang von der oberen und inneren Fläche der Clavicula; daneben bestand noch ein selbständiger M. cleido-occipitalis, der die Lücke zwischen dem M. trapezius und dem M. sterno-cleido-mastoideus ausfüllte. Dieser Muskel hatte seinen Ursprung an der äußeren Fläche der Pars sternalis claviculae, so daß er hier die Sternalportion verdeckte. Am Ansatz — an der Linea occipitalis, dorsal vom Porus acusticus — waren die zwei Hauptköpfe beinahe gänzlich verbunden, der M. cleido-occipitalis hatte dagegen eine selbständige Insertion, zwischen dem M. st.-cl.-m. und dem M. trapezius.

Die drei Muskelindividuen bezogen Äste aus dem N. XI. und dem mit ihm verbundenen C_3.

Cercopithecus sabaeus. Der M. st.-cl.-m. ist dreiköpfig. Die Sternalportion entspringt vom Manubrium sterni und von der Ge-

lenkkapsel, dann folgt eine kleine Lücke, wie dies ähnlich beim Menschen der Fall ist, und hierauf erst der Ursprung der zweiköpfigen Clavicularportion, deren beide Köpfe übereinander liegen und von der ventralen und cranialen Fläche der Clavicula entspringen. Wie in allen, hier bereits dargestellten Fällen hat der Sternalkopf einen sehnigen, der Clavicularkopf einen muskulösen Ursprung. Kurz nach dem Ursprung nähern sich die drei Köpfe und lagern sich fest aneinander, werden platter und inserieren gemeinsam am Occipitale; der orale Rand des Muskels reicht bis zum Porus acusticus. Alle drei Köpfe werden vom N. accessorius versorgt.

Fig. 5.



Cercopithecus patas. M. trapezius, M. omo-cervicalis, M. sterno-cleido-mastoideus (3 köpfig). Ein zu dem Trapezius verlaufender Cervicalnerv durchbohrt den M. omo-cervicalis. 1/4 n. Gr.

Cercopithecus patas. Die Verhältnisse am Ursprung und am Ansatz waren in zwei Fällen genau dieselben wie bei dem vorerwähnten *Cercopithecus sabaeus*, in einem Fall war der Muskel nur zweiköpfig, sonst aber ebenfalls genau so gebildet, wie die übrigen. In zwei Fällen erhielt der Muskel bloß Äste vom Accessorius, in einem Falle auch noch Äste vom C_2 für den Clavicularkopf.

Hylobates syndactylus. In allen vier untersuchten Fällen war der Muskel zweiköpfig.

Die sehr starke spindelrunde Sternalportion nahm mit ihrem sehnigen Ursprung die ganze Ventralfläche des Manubrium sterni ein und stieß in der Medianebene mit der gegenseitigen zusammen. Die Clavicularportion entsprang muskulös von der Pars sternalis claviculae, und zwar von der ventralen und der cranialen Fläche. Zwischen beiden Portionen bestand eine Lücke, die manchmal durch dünne accessorische Köpfe überbrückt wurde (Fig. 7). Die Clavicularportion wird in ihrem Verlaufe bald von der anderen Portion gänzlich verdeckt. Gegen das Occipitale sind die beiden Bäuche dicht aneinander gelagert; die tiefe Clavicularportion inseriert occipital vom Porus acusticus in der Regio mastoidea, dicht über ihr

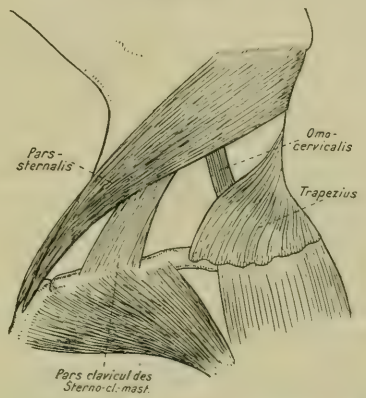
strahlt als dünner platter Muskel die Sternalportion aus. Die Insertion war manchmal so breit, daß sie in der Medianebene des Nackens mit den gegenüberliegenden zusammenstieß; in einem Falle lief sie gegen das Septum nuchae als ein feines sehniges Band aus, das mit der Ursprungssehne des Trapezius in inniger Verbindung stand (siehe auch Fig. 14).

Innervation: XI + C_2, XI + C_2 C_3, XI + C_3, XI + C_2.

Bischoff (1870, S. 205) erwähnt, daß bei seinem *Hylobates leuciscus* der Muskel vollständig in zwei Portionen getrennt war. Kohlbrugge (1890, S. 217) sagt, der Muskel sei bei allen drei Species gleich; auch er fand die Sternalportion sehr stark, so daß sie das ganze Manubrium eingenommen hat. Als Innervation erwähnt er den N. XI, C^{2-4} dagegen für den Trapezius.

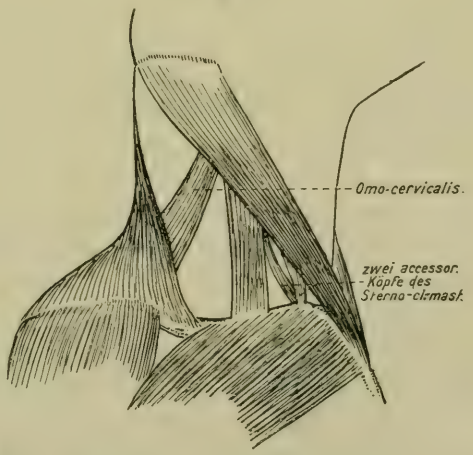
Deniker (1885, S. 429) nennt auch den C_4 für den M. st.-cl.-m., was eine große Ausnahme zu sein scheint und auch beim Menschen nur in wenigen Fällen beobachtet wurde (s. Eisler 1912, S. 239).

Fig. 6.



Hylobates syndactylus. M. sterno-cleido-mastoideus, M. omo-cervicalis, M. trapezius. Der M. trapezius reicht nicht zum Hinterhaupt; die ganze craniale Nackenpartie wird von den beidseitigen Mm. sterno-mastoidei bedeckt. 1/4 n. Gr.

Fig. 7.



Hylobates syndactylus. 1/4 n. Gr. M. st.-cl.-mast. mit access. Köpfen; M. omo-cervicalis, M. trapezius.

Simia satyrus. Die beiden Köpfe waren vollständig getrennt. Die Sternalportion, die sehnig vom Manubrium sterni ihren Ursprung nahm, inserierte am Occipitale, in der Regio mastoidea, die Clavi-

cularportion, die muskulös von der Clavicula entsprang, inserierte dicht unter dem oberen Kopfe, dorsal vom Porus acusticus. Primrose beschreibt den Muskel folgendermaßen: The sterno mastoid had an extensive origin from the mastoid process on the occipital bone, and was inserted by two heads, one into the manubrium sterni on its anterior aspect, and the other into the inner fourth of the clavicle. Cuvier figures the sterno mastoid in the Orang as two very distinct muscles, the clavicular portion arising from the skull below the sternal portion and proceeding to its insertion into the clavicle.

Fick (1895, S. 14): »Den St.-cl.-m. fand ich oben in seine beiden Portionen getrennt, unten aber verwachsen und den Clavicularkopf ziemlich verbreitet. Bischoff gibt an, beim Orang seien die beiden Köpfe ganz getrennt, Vrolik gar sagt, der Clavicularkopf sei mit seinem oberen Ansatz von der Stelle des Warzenfortsatzes auf den Querfortsatz des Epistropheus herab und mit seinem unteren Ansatz zum Acromion lateralwärts gewandert.« —

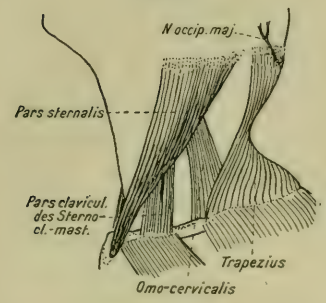
Bei dem von mir untersuchten Exemplar wurden die beiden Köpfe vom N. XI innerviert.

Anthropopithecus troglodytes. Beim Schimpansen ist der Muskel zweiköpfig. Der Sternalkopf entspringt sehnig vom Oberrande des Manubrium sterni, der Clavicularkopf von der Pars sternalis clavi-culae, wobei einige Fasern noch auf die Kapsel des Sterno-clavicular-Gelenkes und einige auch auf den Sternalkopf übergreifen. Die Fasern des Clavicularkopfes sind auf der cranialen und auf der dorsalen Fläche der Clavicula befestigt. Die Insertion erfolgt am Occipitale, vom Porus acusticus bis zur Hälfte der Länge der Crista occipitalis, nahe an dem Ursprung des M. trapezius, von dem der Muskel nur durch einen schmalen Zwischenraum getrennt ist. Der Teil des Ansatzes, der gegen den Nacken reicht, ist sehr dünn.

In einem Falle wurden die beiden Köpfe vom N. XI und von dem mit ihm verbundenen C_2 versorgt, wobei der N. trapezius (d. h. der kombinierte Nerv: XI + C) in seinem weiteren Verlaufe das Caput claviculare durchbohrte, um zum M. trapezius zu gelangen; in dem zweiten untersuchten Falle erhielt der Muskel nur Äste vom Accessorius, der Sternalkopf zwei, der Clavicularkopf einen Zweig; der Hauptstamm des N. XI verlief zum größten Teile zwischen den zwei Köpfen, erst caudal durchbohrte er einige Bündel der Sternalportion; auch Sutton (1884, S. 75) fand ähnliche Lageverhältnisse, ebenso Chapman (1879, S. 53). Dagegen behauptet Sutton, die Clavicular-portion hätte ihren Ansatz an der Massa lat. atl. gehabt, was eine

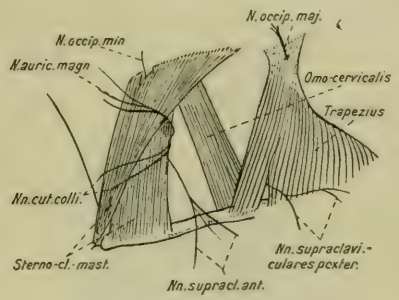
seltene Ausnahme zu sein scheint. Vrolik (1841, S. 25) fand ganz menschenähnliche Verhältnisse. Chapman (1879, p. 53) und Michaelis (1903, S. 212) sahen ihn vollständig in zwei Portionen getrennt. Champneys (1872, p. 177) beschreibt wiederum etwas anderee Verhältnisse, nämlich einen doppelten Ursprung vom Sternum.

Fig. 8.



Anthropopithecus troglodytes. 1/2 n. Gr. Mm. st.-cl.-mast., omo-cervicalis, trapezius. N. occipit. major tritt durch die Ursprungssehne des Trapezius.

Fig. 9.



Anthropopithecus troglodytes. 1/2 n. Gr. Mm. st.-cl.-mast., omo-cervicalis, trapezius. Nn. occipit. major, occipitalis minor, auric. mgn., cut. colli, supraclaviculares. Die Nn. supraclavic. post. treten durch eine Lücke im Trapezius, der N. occipital. major durch die Ursprungssehne des Trapezius, der N. occipit. min. durch eine Lücke am Ansatze des Sternalkopfes des M. st.-cl.-m.

2. M. trapezius.

Nycticebus tardigradus. Der Muskel hat einen sehr starken Ursprung am Occipitale, der in Gemeinschaft mit dem M. st.-cl.-m. von einem Porus acusticus zum anderen reicht. Die Sehne ist so dünn, daß sie kaum wahrnehmbar ist. Weiters entspringt er vom Septum intermusculare nuchae, das hier sehr stark ist, von den Processus spinosi des VII. H.W.—XII. B.W. (Nach Murie und Mivart [1872, p. 54] reicht der Muskel bei *Nycticebus* bloß zum V. Dorsalwirbel!) Die Muskelfasern entspringen direkt, so daß in der Medianebene nur eine dünne Raphe entsteht; nur zwischen dem II.—IV. B.W. erweitert sich die Ursprungssehne zu einem länglichen, schmalen Nackenspiegel (speculum nuchae). Am XI. und XII. B.W. ist der Ursprung ebenfalls sehnig. Am Halse ist der Muskel bis zur Hälfte der Länge mit dem M. st.-cl.-m. verbunden; dann jedoch trennen sich die beiden Muskeln und zwischen ihnen treten der M. omo-cervicalis sowie die verschiedenen Hautnerven hervor.

Insertion. An der ganzen Spina scapulae erfolgt die Insertion sehnig; am Acromion und an der Clavicula ist dagegen die Anheftung muskulös. Die Befestigung an der Clavicula ist so breit,

daß sie bis zum M. st.-cl.-m. reicht; der länglich ovale Raum (siehe Fig. 1 , der noch zwischen diesen beiden Muskeln übrig bleibt, ist durch eine ziemlich starke, deutlich wahrnehmbare Fascie überbrückt, die diese Muskeln zu einem einheitlichen Gebilde vereinigt. In der Gegend des Acromion liegt dem Muskel der M. omo-cervicalis auf, der hier inseriert. Dort wo die Spina scapulae am Margo vertebralis ausläuft, befindet sich ein kleiner Schleimbeutel.

Fig. 10.

Nycticebus tardigradus. ½ n. Gr. M. trapezius; am Occipitale ist er mit dem M. st.-cl.-mast. zu einem Muskel vereinigt.

Innervation: N. accessorius, C_2 und C_4.

Lemur macaco. Der Ursprung am Occipitale war, im Gegensatz zum *Nycticebus*, äußerst schmal, in einem Falle fehlte er überhaupt und der Muskel entsprang erst in der Höhe des II. H.W. In beiden Fällen reichte der Muskel bis zum X. B.W., an dem er sehnig befestigt war. Die Fasern, die vom Kopfe und vom Halse kommen, laufen zum cranialen Rande der Spina scapulae und zum Acromion, jedoch nicht weiter; daneben befindet sich der Ansatz des M. omo-cervicalis, der in einem Falle das ganze Acromion eingenommen hat (siehe Fig. 2). Die caudalen Fasern, vom X. B.W. bis zum II. B.W. cranial, laufen zum caudalen Rande der Spina, wo sie sehnig inserieren, so daß an der Spina scapulae ein deutliches sehniges Dreieck entsteht.

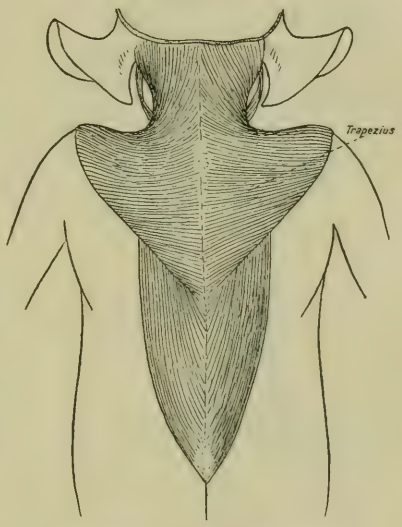
Auch bei *Lemur catta* reicht nach Murie und Mivart (1872, p. 54) der M. omo-cervicalis über den Muskelansatz (etwa wie es vorher bei *Nycticebus* abgebildet wurde): This muscle is crossed and covered at the anterior part of its insertion by the levator claviculae (mit dieser Benennung wird auch der M. omo-cervicalis gekennzeichnet).

Innervation: 1) N. XI, C_4,
2) N. XI, C_3, C_4.

Cebus apella. Der Ursprung am Occipitale ist sehr schmal und entfernt vom M. st.-cl.-m.; weiters entspringt der Muskel vom Septum nuchae und erst vom II.—XI. B.W. von den Processus spinosi und ihren Ligg. interspinalia. Vom Occipitale laufen die Fasern nach vorn und lateral zum Acromion, reichen jedoch nur bis zu der Articulatio acromio-clavicularis, greifen also nicht auf die Clavicula hinüber; ferner inserieren sie am cranialen Rande der Spina scapulae.

Die Fasern, die von den caudalen Ursprüngen kommen (vom XI. B.W. cranial) laufen zum caudalen Rande der Spina scapulae, an der sie sehnig inserieren. Die Sehne breitet sich hier zu einer Aponeurose aus. Zwischen dem M. latissimus dorsi und dem M. trapezius befindet sich an der Scapula eine Fascie, die die beiden Muskeln miteinander verbindet und in der man zum Teil die Faserzüge der Aponeurose des M. trapezius auslaufen sieht; der ganze infraspinale Teil der Scapula ist von dieser Fascie bedeckt, die somit als ein oberflächliches Blatt der Fascia infraspinata angesehen werden kann. Am XI. B.W. ist der Ursprung sehnig; die Sehne ist in Verbindung mit der Aponeurosis lumbodorsalis. Zwischen dem VI. H.W.—II. B.W. breitet sich die Ursprungssehne zu einem deutlichen Nackensehnenblatte aus.

Fig. 11.



Cebus flavus. 1/3 n. Gr. M. trapezius.

Cebus flavus. M. trapezius entspringt am Hinterhaupte dicht unter der Crista occipitalis. Sein Ursprung reicht hier bis zum M. st.-cl.-m. und besitzt eine ganz schmale Sehne. Von da ab geht der Ursprung am Halse von dem bindegewebigen Septum, das in der Medianebene die beidseitige Muskulatur trennt, und caudalwärts dann vom VI. und VII. H.W. und I.—XI. B.W. Der Ursprung ist am Halse und am Rücken fleischig, nur die Bündel, die vom XI. und X. B.W. kommen, haben einen sehnigen Anfang. Der Nackenspiegel liegt zwischen VI. H.W. bis I. B.W.

Die Fasern vom Occipitale und vom Halse gehen zur Scapula und zum cranialen Rande der Spina, zum Acromion und zur Pars acromialis claviculae. Die von den caudalen Brustwirbeln kommenden Fasern inserieren am caudalen Rande der Spina scapulae, sehnig, wobei diese Sehne mit der die Fossa infraspinata bedeckenden Fascie verschmolzen ist, so daß dieselbe auch hier künstlich in der Verlaufsrichtung der caudalen Fasern des Trapezius getrennt werden mußte.

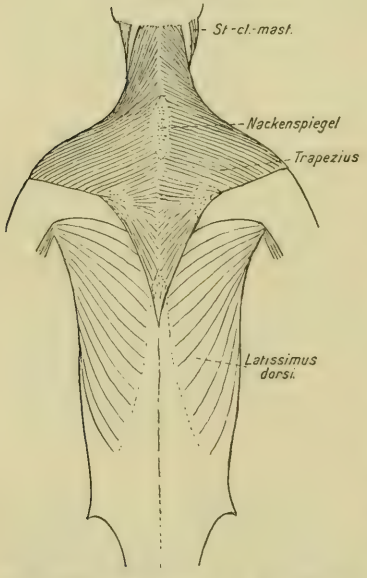
Innervation: 1) N. XI und C_3,
2) N. XI und C_4.

Der Teil des Muskels, der von den caudalen Brustwirbeln zum caudalen Rande der Spina scapulae reicht, ist sehr schmal und viel schwächer, dünner, als der am cranialen Rande der Spina inserierende Teil. Die Spina scapulae ist auch hier im Verhältnis zur Medianebene des Körpers (also zur Wirbelsäule) viel schiefer gestellt, als z. B. bei Macacen, der schmale untere Teil des Muskels hat infolgedessen eine kurze Insertion an der Spina und mithin im Verhältnis zu den oberen Partien des M. trapezius einen nur kurzen Hebelarm zur Verfügung (Fig. 11).

Bezüglich des Verhältnisses der Insertion des M. trapezius und der Stellung der Spina scapulae verweise ich noch auf meine Mitteilung über das Schulterblatt des Menschen und der Anthropoiden (Anthrop. Mitteilgn. Wien 1910).

Ateles ater. Der Occipitalursprung ist sehr schmal, doch immerhin deutlich; bis zum VII. H.W. entspringt der Muskel lediglich vom Septum nuchae, vom VII. H.W. bis IX. B.W., von den Processus spinosi und den betreffenden Ligg. interspinalia. Zwischen dem II. und III. B.W. breitet sich die Ursprungssehne ein wenig aus. —

Fig. 12.



Cynocephalus hamadryas. 1/4 n. Gr. Rückenansicht. M. trapezius.

Die Insertion erfolgt an der Pars acrominalis claviculae, am Acromion und cranialen Rande der Spina scapulae.

Innervation: N. XI und C_2 und C_4.

Cynocephalus hamadryas. M. trapecius entspringt vom Occipitale mit einer dünnen Sehne, ferner vom Septum nuchae und von den Processus spinosi des I. bis XI. B.W. und ihrer Ligg. interspinalia. Die Aponeurosis lumbodorsalis ist am XI. B.W. mit der Sehne des M. trapezius verbunden, so daß sie nur künstlich getrennt werden konnten.

Insertion: Vom Hinterhaupte laufen die Fasern zur Pars acro-

mialis claviculae, zum Acromion und zum cranialen Rande der Spina scapulae. Die caudalen Muskelfasern vom XI.—VI. B.W. laufen zum caudalen Rande der Spina scapulae, an dem sie mittels eines breiten, starken sehnigen Blattes inserieren, das ohne Grenze in das oberflächliche Blatt der Fascia infraspinata übergeht; bei einer Kontraktion des Muskels üben daher die Fasern auf die ganze Fascie (besser wohl Aponeurose) ihre Wirkung aus, wodurch diese verstärkt wird. Über die weitere Aufgabe dieser Verbindungsfascie habe ich in meiner ersten Mitteilung berichtet (Morph. Jahrb. 45. Bd. S. 267). —

Das Nackensehnenblatt beginnt in der Höhe des IV. H.W. und reicht bis zum III. B.W. Die Fasern der Sehne laufen in derselben Richtung wie die Muskelfasern, d. h. zum größten Teil transversal (medio-lateral). Die Muskelfasern der Nackenpartie des M. subcutaneus colli entspringen zum Teil von diesem Sehnenblatt, mit dem sie fest verbunden sind.

Innervation: N. XI und C_3. —

Cynocephalus babuin. Im allgemeinen wurden dieselben Verhältnisse vorgefunden. Der Ursprung am Occipitale ist fleischig, breit; ferner entspringt der Muskel vom Septum nuchae, von den Processus spinosi des VII. H.W.—VIII. B.W. und den betreffenden Ligg. interspinalia. Zwischen dem I. und II. B. W. befindet sich ein kleiner Nackenspiegel. Die Anheftung findet statt: an dem ganzen cranialen Rande der Spina scapulae, am Acromion und an der Pars acromialis claviculae. —

Innervation: N. XI und C_3.

Cynocephalus anubis. Der Occipitalursprung ist sehr stark; der Muskel entspringt vom Torus occipitalis, in der Medianebene von der Protuberantia occipitalis externa, am Halse vom Septum nuchae und von den Processus spinosi des I.—X. B.W. und ihrer Ligg. interspinalia.

Ansatz: Vom Hinterhaupte laufen die Muskelfasern zur Pars acromialis claviculae, zum Acromion und der ganzen Länge der Spina scapulae (cranialer Rand). Dort wo die Spina scapulae den Margo vertebralis schneidet, laufen die Muskelfasern horizontal; die Fasern, die vom X.—IV. B.W. kommen, konvergieren gegen den caudalen Rand der Spina scapulae, den sie jedoch nicht erreichen, da sich hier eine Aponeurose entwickelt, die die Insertion dieser Fasern übernimmt. Das Nackensehnenblatt liegt zwischen dem III. H.W.—

I. B.W., seine Fasern laufen ebenfalls in der Richtung der von ihnen entspringenden Muskelfasern.

Auch hier verbindet die den M. infraspinatus bedeckende Aponeurose den Trapezius mit dem M. latissimus dorsi; die Aponeurose ist stark, besonders aber diejenige Partie, die die Fortsetzung der Trapezius-Muskelfasern bildet.

Innervation: N. XI und C_3.

Pagenstecher (1867, S. 129) erwähnt, daß bei dem von ihm untersuchten Mandrill der Cucullaris kaum die Clavicula berührt hat.

Macacus cynomolgus. Ursprung: von der Crista occipitalis, muskulös, ferner direkt von dem Septum nuchae, und erst vom I.—X. B.W. mit ganz schmaler, dünner Sehne von den Processus spinosi und ihren Ligg. interspinalia. Insertion: vom Occipitale verlaufen die Muskelfasern zur Pars acromialis claviculae, zum Acromion und zur Spina scapulae; dort wo die Spina den Margo vertebralis scapulae schneidet, sind die Muskelfasern zwischen der Wirbelsäule und dem Schulterblatte sehr kurz und horizontal ausgespannt. Diejenigen Muskelfasern, die caudal vom X. B.W. bis cranial zum IV. B.W. von der Wirbelsäule kommen, ziehen zum caudalen Rande der Spina scapulae, wo sich wiederum ein starkes Sehnenblatt bildet. Der Nackenspiegel ist sehr schwach ausgeprägt.

Innervation: N. XI. und C_3.

Macacus maurus. Die Ursprungs- und Ansatzverhältnisse sind fast dieselben wie in dem vorher beschriebenen Falle, nur reicht der M. trapezius bloß zum IX. B.W.

Innervation: N. XI. und C_4.

Cercopithecus sabaeus. Der Ursprung am Occipitale ist sehr schmal, so daß der Muskel vom M.-st.-cl.-m. circa 2 cm entfernt ist. Am Halse entspringt er von dem Septum nuchae, von den Processus spinosi und den Ligg. interspinalia des I—XI. B.W. Zwischen dem VI. H.W.—IV. B.W. (in einem anderen Falle zwischen dem VII. H.W.—III. B.W.) ist ein sehr ansehnliches und starkes Nackensehnenblatt ausgebildet. Auch am X. und XI. B.W. entspringt der Muskel sehnig, im übrigen jedoch muskulös. — Vom Hinterhaupte verlaufen die Fasern zur Pars acromialis claviculae, zum Acromion und zur Spina scapulae. Die vom XI. B.W.—V. B.W. kommenden Fasern inserieren am caudalen Rande der Spina scapulae mit einem breiten Sehnenblatte, das mit der die Fossa infraspinata bedeckenden Fascie vereinigt ist, wodurch auch hier der M. tr. mit dem M. latissimus dorsi verbunden wird. Der Teil des Muskels, der sich cranial von

dem Nackensehnenblatte befindet, ist beweglicher als der übrige Teil des Trapezius, der caudal von diesem Sehnenblatt liegt und am caudalen Rande der Spina scapulae inseriert; dieser Teil des Muskels ist deshalb unbeweglicher, weil seine ganze Insertionspartie, die auf der Scapula gelegen ist, durch ihre Verbindung mit dem M. latissimus dorsi einen festeren Halt erhält.

Innervation: N. XI. und C_3.

Cercopithecus patas. Am Occipitale ist der sehnige Ursprung schmal; am Halse entspringt der Muskel vom Septum nuchae, von den Processus spinosi des I.—X. B.W. (in einem Falle nur bis zum IX. B.W.) und von den Ligg. interspinalia. Ansatz: vom Hinterhaupte verlaufen die Fasern zur Pars acromialis claviculae, zum Acromion und der ganzen Länge der Spina scapulae (cranialer Rand). An der Stelle, wo die Spina scapulae gegen den vertebralen Rand des Schulterblattes ausläuft, bildet sich ein sehniges Dreieck, in das von allen Seiten die Muskelfasern einstrahlen; dort laufen auch die von der Wirbelsäule kommenden Fasern horizontal. Die vom X. B.W. cranial laufenden Fasern konvergieren ebenfalls gegen dieses Sehnendreieck; die am meisten caudal liegenden Fasern gehen bereits beim Erreichen der Scapula in eine Aponeurose über, die einheitlich die ganze Fossa infraspinata bedeckt und die hier zusammentreffenden Muskeln Trapezius und Latissimus verbindet. Das Nackensehnenblatt ist schwach entwickelt: I.—II. B.W. (in einem anderen Falle: VII. H.W.—I. B.W.

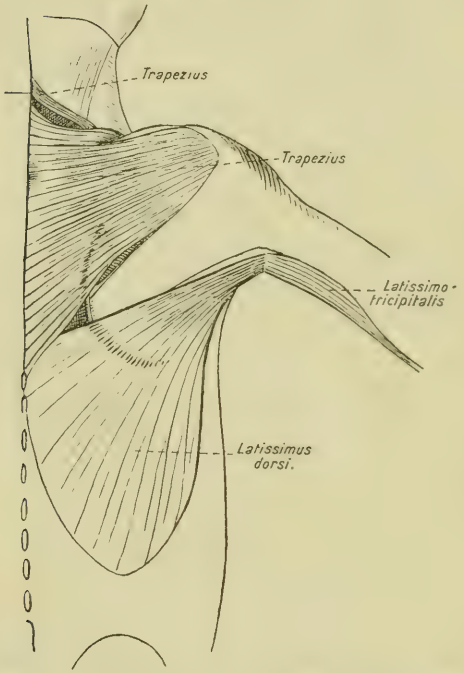
Innervation: 1) N. XI. und C_3,
2) N. XI. und C_2 und C_3.

Hylobates syndactylus. Der Ursprung des M. tr. am Occipitale ist verschieden. Bei drei Exemplaren erreichte er das Hinterhaupt nicht, sondern nahm seinen Ursprung von dem die Nackenmuskulatur in der Medianebene trennenden Septum nuchae. Bei einem Exemplar erreichte dagegen der Muskel als ein schmaler, gegen die Ursprungsstelle sehnig werdender Muskelstreifen das Occipitale.

An den drei Exemplaren, bei denen der M. tr. das Hinterhaupt nicht erreicht, ist die ganze Ausdehnung der Linea occipitalis vom M. st.-cl.-m. beansprucht, so daß sich hier die beidseitigen Mm. st.-cl.-m. in der Medianebene treffen; der M. trapezius beginnt erst in der Höhe des III.—IV. Halswirbels, doch zieht sich auch hier in der Medianebene ein schmales, aber starkes sehniges Band bis zum Hinterhauptswulste, an dem es mit dem sternalen Kopfe des M. st.-cl.-m. zusammenfließt.

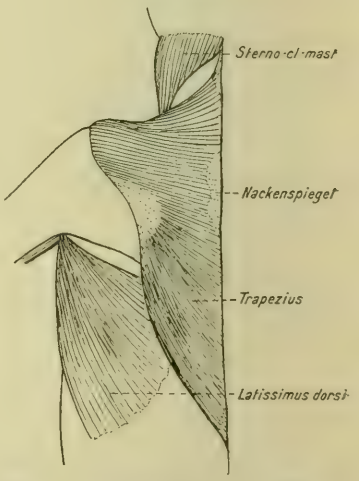
Kohlbrugge (1897, S. 45) sagt, daß der Ursprung an der Hinterhauptsschuppe den meisten Hylobatiden fehle, doch sei er bei *Hylobates syndactylus* vorhanden, was bei drei von mir untersuchten Tieren nicht der Fall gewesen ist; es scheint also hier eine ziemliche Variation vorzuherrschen. Auch Deniker (1885, S. 140), der einen *Hylobates*-Fetus untersuchte, fand keinen Hinterhauptsursprung, sondern erst vom I. H.W.

Fig. 13.



Hylobates syndactylus. 1/4 n. Gr. Der M. trapezius reicht nicht bis zum Hinterhaupte; am cranialen Rande ist ein kleines Bündel abgetrennt. M. latissimus dorsi mit dem M. latissimo-tricipitalis.

Fig. 14.



Hylobates syndactylus. 1/4 n. Gr. M. trapezius reicht nicht bis zum Occipitale; die ganze Occipitallinie wird vom Ansatze der Sternalportion des M. st.-cl.-mast. eingenommen.

Der Ursprung reicht an der Wirbelsäule bis zum X., XI., XII. B.W. und ist am letzten Wirbel sehnig. Kohlbrugge fand den Ursprung auch nur bis zum IX. B.W. reichend, während Deniker den X. B.W. angibt.

Hierbei bedeckt der Trapezius die am meisten cranial gelegenen Bündel des Latissimus. Auch der sehnige Ursprung an den Processus spinosi der Hals- und Brustwirbel variiert beträchtlich; manchmal ist er kaum wahrnehmbar, manchmal bildet er einen

deutlichen Nackenspiegel, ein sehniges Blatt, dessen Faserzüge in der Verlaufsrichtung der Muskelbündel gehen. Der Nackenspiegel reicht von dem VII. H.W. bis zum VI. B.W., doch ist seine Ausdehnung ebenfalls sehr verschieden.

Der Teil des Muskels, der vom Halse bis zu den ersten Brustwirbeln reicht, ist stärker als die caudalen Partien, die von den letzten Brustwirbeln zur Spina scapulae ziehen.

Die Insertion erfolgt an der cranialen Kante der Spina scapulae, zum Teil sehnig, dann am Acromion und an dem acromialen Teile der Clavicula. Einige Muskelfasern greifen auf den M. deltoides über, was auch KOHLBRUGGE (1897, S. 47) erwähnt (s. Fig. 6). Die Muskelbündel, die von den letzten Brustwirbeln kommen, inserieren nicht, wie bei niederen Affen, am Unterrande der Spina scapulae, sondern sind wegen der Schiefstellung der Spina am Oberrande derselben sehnig angeheftet.

Innervation: Der Muskel erhält die Nervenversorgung aus dem N. access. und einigen Spinalnerven, gewöhnlich 3. u. 4., jedoch auch 2. u. 3. In einem Falle war der M. omo-cervicalis nahe an seinem Ursprunge gespalten und durch diese Lücke traten die Nervenäste aus dem 3. Halssegment in den Hauptsamm des N. trapezii.

Auch KOHLBRUGGE (1890, S. 217) fand dieselbe Innervation, bemerkt jedoch, daß er bei *Hylobates leuc.* keinen Ast vom 2. N. cerv. gefunden hat.

Bei den vier untersuchten Gibbons bedeckte der Trapezius stets den caudalen Ansatz des M. omo-cervicalis, ohne jedoch mit ihm verbunden zu sein, wie dies nach GRATIOLET beim Schimpansen der Fall sein soll.

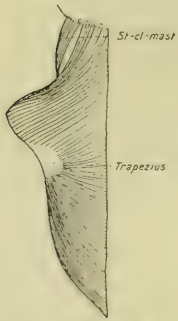
Simia satyrus. Der sehnige Ursprung am Occipitale reicht bis zum St.-cl.-m., mit dessen Sehne er verbunden ist; weiter entspringt er vom Septum nuchae, von den Processus spinosi des VII. H.W.—IX. B.W. und den Ligg. interspinalia. Zwischen dem VII. H.W.—II. B.W. erweitert sich die Ursprungssehne zu einem ungleichmäßigen Nackenspiegel. Am IX. B.W. ist die Ursprungssehne des Trapezius mit der Ursprungssehne des Latissimus fest verbunden. — Der Ansatz erfolgt nur an dem cranialen Rande der Spina scapulae und am Acromion; weiter, auf die Clavicula, reichen die Fasern nicht.

Innervation: N. XI. und C_3.

PRIMROSE (1899, p. 525) fand den Ursprung von der Wirbelsäule bis zum XII. B.W. erweitert; auch der Ansatz an der Clavicula war weiter, da er die ganze Extremitas claviculae einnahm. Etwas an-

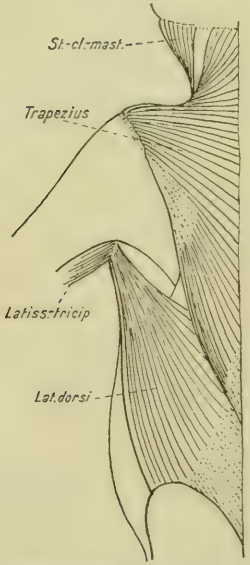
ders ist die Beschreibung von Fick (1895, S. 18): Der »Trapezius ist sehr kräftig und entschieden fleischiger als beim Menschen; das Sehnenjoch in der Umgebung der Vertebra prominens fehlt. Daraus geht hervor, daß die Scapula beim Orang in querer Richtung verschieblicher ist als beim Menschen. Dagegen sind die vom Occiput und den obersten Wirbeln absteigenden Bündel des Trapezius auffallend kurz; infolgedessen steht die Scapula und damit die ganze Schulter sehr hoch und dadurch erscheint der Hals so kurz, dadurch »steckt der Kopf so häßlich zwischen den Schultern«, worauf schon Langer aufmerksam gemacht hat. Nach abwärts reicht der Trapezius nicht wie beim Menschen bis an bzw. über den Rand des Latissimus dorsi hinunter, sondern es bleibt zwischen beiden Muskeln eine Lücke.« Michaelis (1903, S. 218) hat ebenfalls gefunden, daß dem Orang der Nackenspiegel fehle, sagt jedoch im Gegensatz zu Fick, daß der Trapezius caudal bis zum Latissimus reiche. —

Fig. 15.



Simia satyrus. 1/2 n. Gr. M. trapezius und M. st.-cl.-mast.

Fig. 16.



Authropopithecus troglodytes. 1/3 nat. Gr. M. trapezius.

Anthropopithecus troglodytes. Am Occipitale ist der Ursprung sehr breit und sehnig. In einem Falle bildete die Ursprungssehne der beiderseitigen Muskeln, die cranial bis etwa zum II. H.W. reichte, ein sehr ansehnliches Dreieck, dessen Basis die Linea occipitalis bildete. Dieses sehnige Dreieck wurde sowohl rechts als links von dem N. occipitalis maior durchbrochen (s. Fig. 8 u. 9). Die Lücke zwischen dem Trapezius und dem St.-cl.-m. ist schmal. Weiters entspringt der Muskel vom Nackenseptum und von den Processus spinosi des VII. H.W. und des I—XII. B.W. Am XI., in einem Falle erst am XII. B.W. ist der Ursprung sehnig und mit dem oberflächlichen Blatte der Aponeurosis lumbodorsalis verwachsen.

Ein Nackenspiegel war nicht vorhanden.

Insertion: die caudalen Fasern laufen zur Spina scapulae, wo sie mittels des sehnigen Dreiecks inserieren (Fig. 16). Die cranialen Fasern laufen zum Teil zum cranialen Rande der Spina scapulae, zum Teil zum Acromion und zur Extremitas acromialis claviculae.

An der Fossa infraspinata wurde, wie bei allen Affen, eine derbe aponeurotische Fascie vorgefunden, die die zwei hier nahe aneinander liegenden Muskeln Latissimus und Trapezius verband, so daß hier nur eine künstliche Trennungslinie in der Verlaufsrichtung der caudalen Trapeziusfasern geschaffen werden konnte.

Innervation: 1) N. XI. und C_3,

2) N. XI. und C_2, C_3 und C_4.

Virchow (1909, S. 143) beschreibt bei dem von ihm untersuchten Schimpansen den Trapezius wie folgt: »Der Trapezius ist sehr dick (bis zu 14 mm) am Kopf, Ansatz breit, unten wird er in einer Ausdehnung von 66 mm vom Latissimus bedeckt. Ein bestimmter Dornfortsatz als unterer Endpunkt des Ursprunges läßt sich nicht angeben, da das sehnige Ende des Muskels, welches in der Höhe des X. B.W. beginnt, in der Höhe des XI. B.W. untrennbar verwachsen ist mit der Aponeurosis lumbodorsalis, bez. dem Ursprunge des Latissimus und Serratus posticus inferior.«

Vrolik (1841, p. 27 u. p. 18) und Champneys (1872, p. 178) sagen, der Muskel sei so wie beim Menschen.

---

3. M. omo-cervicalis.

(Cleido-atlanticus, Sommer, Virchow; Levator claviculae, Tyson; Clavio-trachélien, Duvernoy; Cleido-omo-transversaire, Testut; Acromio--trachélien, Cuvier — usw.)

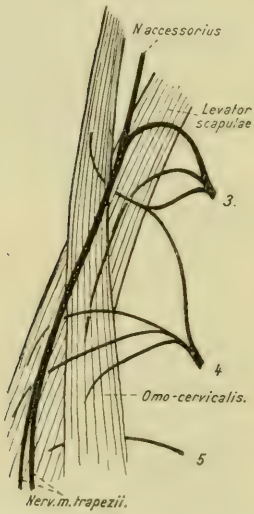
Die Bezeichnung Omo-cervicalis, die von Bischoff vorgeschlagen wurde, paßt, weil sie allgemein gehalten ist, am besten für die differenten Befunde; in allen untersuchten Fällen lag der Ursprung stets am Processus transversus des Atlas, und zwar an der Ventralseite desselben, der Ansatz variierte jedoch sehr stark — an der Clavicula, am Acromion oder an der Spina scapulae. Auch die Gestalt des Muskels war stets gleich: am Ursprung drehrund, am Ansatz platt. Aus diesen Gründen wurde in der nachfolgenden Darstellung der Kürze wegen nur der Ansatz beschrieben.

Nycticebus tardigradus. (Siehe Fig. 1 u. 10). In der Lücke zwischen dem M. st.-cl.-m. und dem M. trapezius kommt der Omo-

cervicalis zum Vorschein; er liegt dem Trapezius dicht auf und inseriert am Acromion, wo er mit den Fasern des Trapezius fest verbunden ist. Der Muskel erhält seinen Nervenzweig aus dem C_3; er wird von keinem Nervenast durchbohrt, wie dies sehr oft der Fall ist. Der N. XI. und der zu ihm ziehende C_2 laufen auf dem Muskel zum M. trapezius.

Lemur macaco. Die Insertion erfolgt am Acromion und reicht bis zur Artic. acr. clav. Der Muskel bedeckt den Trapezius, der in diesem Falle ebenfalls nicht weiter als bis zur Clavicula reicht (s. Fig. 2). In einem Falle wurde der Muskel in seinem proximalen Drittel von dem N. XI. durchbohrt, in einem anderen Falle von dem C_3; dieser Halsnerv trat etwa in der Mitte des Muskels an der Ventralfläche zum Vorschein, um sich hier mit einem Zweig des C_4 zu verbinden und hierauf gemeinsam zum N. XI. zu verlaufen. Der Muskel selbst erhielt besondere Äste aus dem C_3 und C_4, einmal bloß aus dem C_4.

Fig. 17.



Cebus flavus. M. omo-cervicalis und die Lagebeziehungen zu den den M. trapezius, M. levator scap. und die Pars cranialis des Serratus ant. versorgenden Nerven C_3, C_4 u. C_5. Schematisch.

Cebus apella. Der M. omo-cervicalis inseriert unter dem Trapezius am Acromion bis zur Articulatio acromio-clavicularis. Er liegt dem M. supraspin. dicht auf. Der N. XI. läuft über die zum Trapezius ziehenden Nervenäste aus C_3 und C_4 unter ihm, so daß er von den den Trapezius versorgenden Nerven sowohl von der dorsalen als auch von der ventralen Seite umschlossen wird. Der Muskel erhält selbständige Äste aus dem zweiten und dritten Segment.

Cebus flavus. Die Insertion des ganz flach gewordenen Muskels findet an der Spina scapulae, medial vom Acromion, statt. Am Ansatz ist er durch die Fascia suprasp. von dem M. suprasp. getrennt. Bemerkenswert sind die Lagebeziehungen zu den Nerven (Fig. 17). Ventral von dem Muskel läuft der N. XI., mit dem sich ein Zweig aus C_3 verbindet, ferner zwei Äste aus C_4 für den Levator, sowie drei den Muskel selbst versorgende Nerven und zwar ein Ast aus C_3, eine Anastomose aus C_3 und C_4 und ein Ast aus C_4; dorsal von dem Muskel verläuft ein Nerv aus C_5 für die Pars cranialis

des Serratus ant.; somit liegt der M. omo-cervicalis zwischen den zum Trapezius, zum Levator und zu der Pars cranialis des Serratus ziehenden Nerven eingeschlossen.

Ateles ater. In distaler Hälfte trennt sich der Muskel in zwei Köpfe, die gesondert inserieren; der eine Kopf inseriert an der Extremitas acromialis claviculae, der andere am Acromion, wobei sie über den Trapezius greifen, d. h. ventral von ihm zu liegen kommen (Fig. 3). Noch vor der Teilung erhält der Muskel von der dorsalen Seite zwei selbständige Äste aus dem C_3.

Cynocephalus babuin. Der Muskel ist ganz ungewönlich stark; nur am Ursprung ist er drehrund, kurz nachher wird er jedoch flach und sehr breit, so daß er das ganze Acromion und fast ein Viertel der eigentlichen Spina scapulae einnimmt, wobei er dicht vom Trapezius überlagert wird. Ähnlich beschreibt PAGENSTECHER (1867, S. 129/30) den Ansatz des Muskels bei einem Mandrill.

Die Innervation erfolgt von der dorsalen Seite her durch einen Ast aus C_4.

Macacus maurus. Insertion: am Innenrande des Acromion und des lateralen Endes der Spina scapulae. Der Muskel wird von einem Ast des C_4 durchbohrt, der zum N. XI. zieht (für den M. trapezius). Die Innervation erfolgt aus C_3 und C_4.

Cercopithecus patas. Der M. omo-cervicalis inseriert am lateralen Drittel der Spina scapulae und am Acromion. Der Muskel ist wiederum zwischen die den Trapezius versorgenden Cervicalnerven gelagert, denn die zwei aus C_2 kommenden Äste laufen dorsal vom Muskel zum N. accessorius, der über dem M. omo-cervicalis gelagert ist; außerdem gelangt zum N. XI. ein Ast aus C_3, der vorerst dorsal vom M. omo-cervicalis verläuft, um nachher in einer Schleife an die Ventralseite des Muskels zu gelangen und in den N. XI. einzutreten. Der Muskel selbst erhält einen Zweig des C_2 und C_3.

Hylobates syndactylus. Der Ansatz variiert. Bei zwei Exemplaren war die Insertion an der Clavicula neben der Articul. acromio-clavicularis, wobei einige Fasern bis auf die Kapsel, wenige auch auf den Processus coracoides reichten. Die oberflächlichen Fasern waren an der Insertionsstelle mit den überliegenden Fasern des M. trapezius verwachsen. In zwei Fällen inserierte der Muskel an einem sehnigen Bande, das zwischen der Extremitas acromialis claviculae und dem Angul. cran. scapulae ausgebreitet war. Das Band war sehr fest, beinahe drehrund, und hatte etwa die Stärke des Lig. transversum scapulae superius. Man könnte dieses Band

vielleicht ein Lig. cleido-angulare nennen. In diesen Fällen hat der Muskel bei seiner Funktion die Wirkung des M. lev. scapulae verstärkt, mit dem Unterschiede jedoch, daß hierbei auch die Clavicula an ihrem acromialen Ende gehoben wurde. Er war also in der Tat auch ein Levator claviculae, wie ihn bereits Tyson genannt hat. Wie aus der Fig. 19 ersichtlich ist, erfolgte in einem Falle die Insertion nicht nur an dem Lig. cleido-angulare, sondern nebstdem an der Clavicula und an der Spitze des Acromion.

Die Innervation erfolgte aus C_3 und C_4, oder bloß aus C_3 bzw. C_4. In einem Falle wurde der Muskel von zwei zum N. XI. ziehen-

Fig. 18.

Hylobates syndactylus. Ligamentum cleido-angulare mit dem Ansatz des M. omo-cervicalis. 1/2 n. Gr.

Fig. 19.

Hylobates syndactylus. Ligamentum cleido-angulare; der Ansatz des M. omo-cerv. an diesem Band, an der Pars acrom. clav. und an der Spitze des Acromion. 1/2 n. Gr.

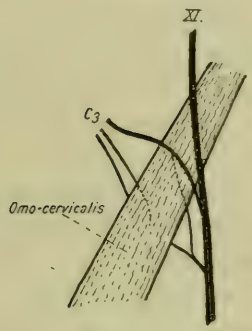
den Asten aus C_3 durchbohrt, in einem anderen erhielt der Muskel sowohl von der dorsalen als auch von der ventralen Seite Nervenäste und zwar aus demselben Segment (C_3), indem der eine Ast im Bogen von der dorsalen Seite auf die ventrale verlief und erst da in den Muskel gelangte.

Auch Kohlbrugge (1890, S. 219) fand bei *Hylobates leuc.* und *ag.* C_4 als Innervation des Omo-cervicalis.

Simia satyrus. Der Muskel inserierte an der Pars acromialis claviculae; er erhielt einen Ast des C_3 und zwar von der dorsalen Seite. Auch Primrose (p. 527) beschreibt den Ansatz ähnlich und sagt ebenfalls, daß die Befestigung am Atlas ziemlich konstant ist, während der Ansatz am Schultergürtel verschieden ist.

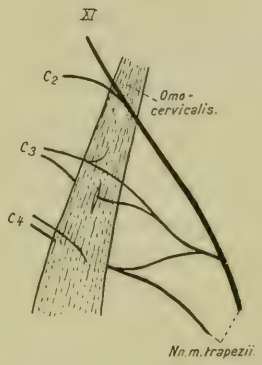
Anthropopithecus troglodytes. Die Insertion erfolgt an der Ventralfläche der Clavicula; sie ist so breit, daß sie einerseits nahe an den Clavicularkopf des M. st.-cl.-m., andererseits bis zum Acromion reicht, wo sie vom M. trapezius bedeckt wird (s. auch Fig. 8). Interessant sind wiederum die Lagebeziehungen der Nerven zum Muskel. 1. Fall (Fig. 20): Aus dem C_3 kommen drei Muskeläste; der eine Ast gelangt direkt zum M. omo-cervicalis, der zweite läuft ventral vom Muskel, gibt noch über dem Muskel einen Ast ab, der durch den Muskel zieht, um sich mit dem dritten aus C_3 kommenden Aste, der dorsal vom Muskel verläuft, zu verbinden. 2. Fall (Fig. 21): Aus C_3 kommen zwei Muskeläste für den Trapezius; der eine, ventral

Fig. 20.



Anthropopithecus troglodytes. Der M. omo-cervicalis und die Lagebeziehungen zu den den Trapezius versorgenden Nerven XI und C_3.

Fig. 21.



Anthropopithecus troglodytes. M. omo-cervicalis n. Die Lagebeziehungen zu den den Trapezius versorgenden Nerven XI, C_3 und C_4. Schematisch.

vom Muskel verlaufende, gibt von der ventralen Seite her einen Ast für den M. omo-cervicalis ab; der zweite liegt vorerst dorsal vom Muskel, tritt dann durch eine deutliche Öffnung im Muskel an die Ventralseite, um sich nachher mit dem erstgenannten zu verbinden. Aus C_4 kommen ebenfalls zwei Äste: der eine tritt auf die ventrale Seite des M. omo-cervicalis und innerviert von da den Muskel, der andere jedoch verläuft dorsal vom Muskel, spaltet sich nachher in zwei Äste, von denen der eine zu den vorhergenannten, bereits verbundenen Ästen aus C_3 gelangt, der andere selbständig in den M. trapezius eintritt. Somit liegt der M. omo-cervicalis in dem den M. trapezius versorgenden Nervenplexus. — Vrolik (1842, p. 28) sagt, daß er den M. omo-cervicalis beim Schimpansen nicht vorgefunden

hat, während H. Virchow (1909, S. 144), Chapman (1879, p. 54) u. a. ihn gefunden haben. Auch Virchow beschreibt die Insertion als sehr breit, nämlich 40 mm.

II. Die Gruppe Levator-Rhomboides-Serratus anticus.

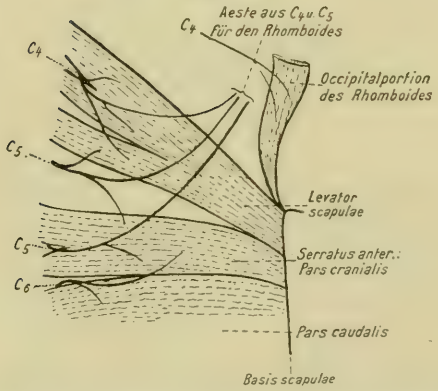
4. M. levator scapulae.

Nycticebus tardigradus. Der Muskel besitzt vier deutlich ausgebildete Zacken, die von der caudalen Fläche der Querfortsätze der vier ersten Halswirbel entspringen. Die zwei ersten Zacken sind lang und schmal, die dritte und vierte kurz und stark; diese zwei letzteren verbinden sich vorerst zu einem einzigen Muskelbauch, der mit den zwei cranialen Zipfeln zu einem Muskel zusammenfließt. Dieser einheitliche Muskel inseriert an der dorsalen Fläche der Fossa supraspinata in der Gegend des Angulus cranialis scapulae und am Angulus selbst. Die Insertion erfolgt dicht an der Anheftungsstelle des M. rhomboides und des M. serratus anticus.

Innervation: C_4 und C_5.

Lemur macaco. Er entspringt mit zwei gesonderten Zacken von der dorsalen Fläche des zweiten und dritten Querfortsatzes. Die erste Zacke zeigt eine Andeutung einer Trennung in zwei Teile, die durch den hindurchtretenden Nervenzweig (C_4) verursacht wird. Dieser Cervicalnerv gibt außerdem noch Äste an die Hauptportion des M. rhomboides (die Occipitalportion des Rhomboides erhält einen besonderen Zweig ebenfalls aus dem C_4, der jedoch über, d. h. cranial von dem M. levator verläuft.) Zwischen dem M. levator und dem cranialen Rande der Pars cranialis des M. serratus ant. verläuft ein Nervenzweig aus dem C_5, der sowohl dem M. levator, als auch dem M. rhomboides und der Pars cranialis des Serratus

Fig. 22.



Lemur macaco. Schematische Darstellung des Nervenverlaufs zum M. levator scapulae, M. serratus anticus (Pars cranialis) und Rhomboides (Occipital- und Hauptportion). C_4, C_5, C_6. Ansicht von der Dorsalseite. Schematisch.

Äste gibt. In der Pars cranialis selbst befindet sich außerdem ein Ast des C_5, der diesen Muskelteil innerviert und daneben noch einen Ast für die Hauptportion des Rhomboides liefert, so daß dieser Muskel insgesamt durch drei Nerven versorgt wird. Am caudalen Rande der Pars cranialis des Serratus kommt endlich ein Zweig des C_6 zum Vorschein, der einen Ast für die caudalen Teile der Pars cranialis und einen Ast für die cranialen Teile der Pars caudalis abgibt. —

Sehr ähnlich lagen die Verhältnisse in einem anderen Falle, der beim M. rhomboides (S. 385) genauer beschrieben und auf der Fig. 33 dargestellt ist. Siehe auch S. 391 über die Innervation des Serratus anticus.

Der gemeinsame Muskelbauch inseriert am cranialen Teile der Basis scapulae, wo er mit der Pars cranialis des Serratus verwachsen ist. In dem zweiten Falle reichte die Lücke bis an die Basis scapulae. Am Angulus cranialis scapulae reicht die Insertion der Occipitalportion des M. rhomboides an den M. levator heran.

Murie u. Mivart (1872, S. 57) beschreiben den Levator der Lemuroidea. Danach ist er so eng mit dem M. serratus ant. verbunden, daß er bloß als eine Halsportion betrachtet werden kann; er entspringt von den Querfortsätzen sämtlicher Halswirbel und inseriert neben der Occipitalportion des Rhomboides.

Cebus apella. Von einem selbständigen Levator scapulae kann hier nicht mehr gesprochen werden, denn der M. serratus ant. nimmt Ursprung von allen Querfortsätzen der Halswirbel. Nur die craniale Zacke, die vom Processus transv. des Atlas kommt, zeigt eine gewisse Selbständigkeit, indem sie eine Strecke weit getrennt verläuft und auch einen eigenen Ast aus dem C_3 erhält, während der übrige Teil — d. h. die Pars cranialis des M. serratus — aus dem C_4 und der Serratus im engeren Sinne aus dem C_5 und C_6 (Thoracicus longus) innerviert wird (s. Fig. 35).

Cebus flavus. Bei den zwei untersuchten Exemplaren wurden differente Zustände angetroffen. In dem ersten Falle konnte ein gesonderter M. levator scapulae kaum nachgewiesen werden, denn die Gesamtheit des Muskels war mit der Masse des Serratus vereinigt und nur am Ursprung — an den Querfortsätzen des II. u. III. H.W. — ein wenig selbständig, was auch durch einen besonderen Zweig aus dem C_4 zum Ausdrucke kam. Diese am weitesten cranial liegenden Bündel inserierten am dorsalen Rande des Angulus cran. scapulae, neben den übrigen Partien des Serratus, die die ganze Basis scapulae einnahmen.

Der Muskel kann bei dem zweiten Tiere vom Serratus ant. getrennt werden. Er ist beinahe im ganzen Verlaufe ein einheitlicher Muskel, der nur an seinem Ursprunge, an den Processus transv. des II. und III. HW., in zwei Bündel gesondert werden kann.

Die Festheftung findet am Angulus cranialis scapulae statt, reicht ganz wenig an die Basis scapulae, wo der Muskel einerseits mit den Bündeln des Serratus ant. und andererseits mit denen des M. rhomboides zusammenstößt.

Die Nervenversorgung findet aus dem C_4 statt. Zwischen dem M. levator scapulae und dem Oberrande des M. serratus ant. verläuft der aus dem C_5 kommende Nervenzweig für die Portio cranialis des Serratus ant.

Ateles ater. Der Levator ist vollständig in zwei Teile getrennt (s. Fig. 36). Die erste Partie, ein schmales Muskelband, kommt vom Processus transv. des Atlas und inseriert selbständig am Angulus cran. scapulae; die zweite Partie hat zwei Zacken, die an den Querfortsätzen des III. u. IV. H.W. entspringen und sowohl am Angulus cran. scap. als auch an der Basis scapulae — hier dicht neben dem Ansatze der Pars cranialis des Serratus ant. — inserieren.

Der Muskel erhält seine Innervation aus dem C_4.

Cynocephalus babuin. Der Muskel hat drei gut ausgebildete Zacken, die von der Dorsalfläche der Processus transversi des I., II. u. III. H.W. entstammen. Die Atlasportion ist sehr mächtig. Die drei Zacken vereinigen sich nahe am Ansatz zu einem Muskel, der am Angulus cran. scap. inseriert.

Der Muskel wird aus dem C_4 versorgt.

Pagenstecher (1867, S. 129) sagt: der Levator des Mandrill nimmt von allen Halswirbeln Ursprung; seine oberen vier Bündel sind gut voneinander geschieden, die drei unteren flach und zusammengeschoben. Sie gehen in den Serratus magn. über, der von den zehn vorderen Rippen seinen Ursprung nimmt. Auch Broca (1869, p. 314) spricht von einem einheitlichen Levator-Serratus, der von allen Halswirbeln und von den zehn ersten Rippen entspringt und einheitlich am Margo vertebralis scapulae inseriert.

Macacus maurus. Auch bei diesem Affen waren die beiden Muskeln verbunden und auch hier zeigte die I. und II. Zacke einen gewissen Grad von Selbständigkeit. Die erste Zacke hatte ihren Ursprung an der Dorsalfläche des Processus transversus des Atlas, die zweite am Epistropheus. Weiter caudal folgt der geschlossene Muskelbauch des Serratus. Zwischen der ersten und zweiten Zacke

tritt ein Ast des C_3 und zwischen der zweiten Zacke und dem cranialen Rande des Serratus ein Ast des C_4 hervor. Von diesen zwei Cervicalästen, die weiter zum M. rhomboides verlaufen, wird je ein Zweig für die erste (C_3) und zweite Zacke (C_4) abgegeben.

Die zwei etwas selbständigen Zacken inserieren gemeinsam mit dem übrigen Teil des M. serratus ant. am Margo vertebralis scapulae.

Cercopithecus patas. Der M. levator entspringt mit drei starken Zacken von den Querfortsätzen der ersten drei Halswirbel; die Atlaszacke ist die stärkste. Etwa in der Hälfte der Länge vereinigen sich die drei Zacken zu einem einheitlichen, etwas rund werdenden Muskelbauch, der am Angulus cran. scapulae inseriert. Cranial ist ihm am Ansatz die Occipitalportion des Rhomboides, caudal die Pars cranialis des Serratus dicht angelagert.

Der Muskel wird aus dem C_3 und C_4 versorgt. Siehe auch Fig. 37 und S. 395, wo der Verlauf der Nerven genau beschrieben und dargestellt ist.

Hylobates syndactylus. Der Levator hat drei Zacken, die von den Processus transv. des I.—III. H.W. entspringen. Die Zacke vom Atlas ist deutlich getrennt, die übrigen jedoch zusammengeschmolzen; alle drei vereinigen sich bald zu einem einheitlichen Muskelindividuum, das am Angulus cran. scapulae, neben dem M. rhomboides, inseriert. Der Muskel ist an der Insertion durch eine Lücke vom Serratus getrennt.

Die Innervation erfolgt aus dem C_3 und C_4, oder nur aus dem C_4.

Nach Kohlbrugge (1890, S. 218) ist bei *Hylobates leuc.* die Insertion von der des Serratus schwer zu trennen; beim *Hylobates synd.* vereinigen sich die drei Portionen schon am distalen Drittel ihrer Länge. Die Insertion ist hier nicht am Angulus scapulae, sondern etwas distal von demselben am proximalen Teile des medialen Randes der Scapula.

Simia satyrus. Die vier Zacken des Muskels entspringen von dem Processus transversus des I.—IV. H.W. und inserieren gemeinsam am Angulus cran. scapulae, überall vom M. serrat. ant. getrennt.

Innervation: C_3 und C_4.

Bei dem von Primrose (1899, p. 526) beobachteten Fall hatte der Muskel nur drei Portionen und war an der Insertion mit dem Serratus verbunden, und Fick beschreibt einen Ursprung bis zum VII. H.W. (siehe auch Fig. 41).

Anthropopithecus troglodytes. Der Muskel entspringt mit drei Portionen von den Querfortsätzen der ersten drei Halswirbel. Die erste Zacke ist die selbständigste und stärkste, die zwei übrigen verbinden sich bald, die Atlasportion erst knapp vor dem Ansatz, zu einem gemeinsamen Muskelbauch, der entweder am Angulus cran. scapulae oder auch etwas distal am Margo vertebralis inseriert. In einem Falle war der ganze Schulterblattwirbel frei und der Muskel inserierte distal bis zu der Stelle, an der die Spina scapulae den Margo vertebralis erreicht. In einem anderen Falle war wiederum die dritte Zacke, die vom III. H.W. entsprang, zweigeteilt, so daß der Muskel eigentlich vier Portionen hatte.

Die Nerven stammten aus dem C_3 und C_4, einmal nur aus dem C_4.

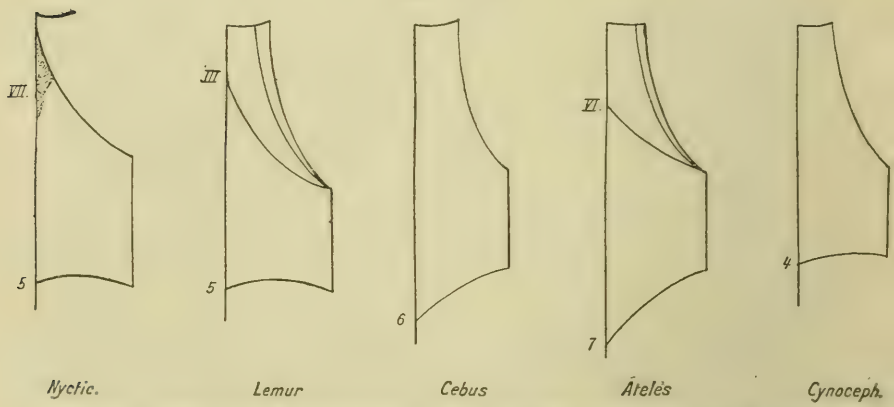
Virchow (1909, S. 144) liefert eine ähnliche Beschreibung des Muskels bei einem Schimpanse: er entspringt mit vier getrennten Zacken von den Querfortsätzen der vier ersten Halswirbel; er läßt den oberen Winkel der Scapula frei und befestigt sich unterhalb derselben am medialen Rande derselben.

In einem Falle von Sutton (1884, p. 76) hatte der Muskel fünf Portionen, die von den fünf ersten Halswirbeln entsprangen; Hepburn (1892, p. 152) beschreibt einen mit drei, Gratiolet et Alix (1866, p. 139) einen mit nur zwei Zacken. —

5. M. rhomboides.

Nycticebus tardigradus. Entspringt muskulös von den Processus spinosi des VII. H.W.—V. B.W., nur am VII. H.W. ist der Ursprung

Fig. 23—27.

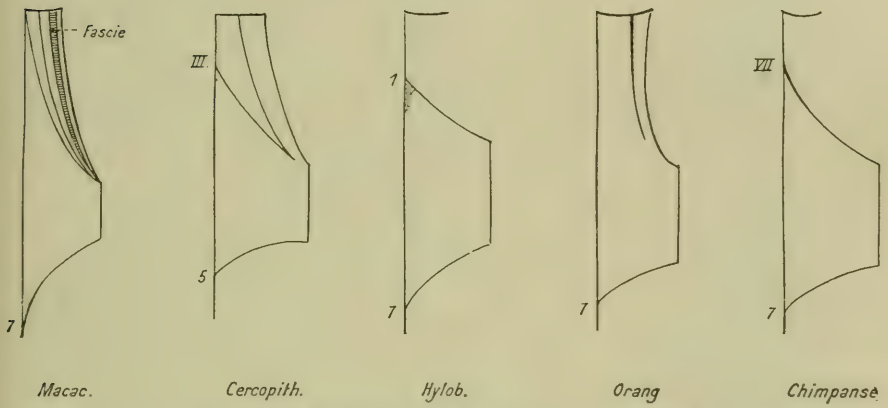


Schematische Darstellung des M. rhomboides. Fig. 23. *Nycticebus tardigradus.* Fig. 24. *Lemur mac.* Fig. 25. *Cebus ap.* Fig. 26. *Ateles at.* Fig. 27. *Cynoceph. bab.* *) Eine verbindende Fascie. Röm. Ziffern = Halswirbel. Arab. Ziffern = Brustwirbel.

ein wenig sehnig und eine schmale Aponeurose reicht cranial bis zum IV. H.W. Der Ansatz erfolgt am Dorsalrande der Basis scapulae vom Angulus cran. bis zum Angulus caud., wo er mit dem Lev. scap. bezw. mit dem Serrat. ant. zusammentrifft. Der Muskel ist einheitlich, zeigt also gar keine Trennung in Rhomb. maior und Rhomb. minor (Fig. 23).

Innervation: C_5 und C_6.

Fig. 28—32.



Schematische Darstellung des M. rhomboides. Fig. 28. *Macacus maurus.* Fig. 29. *Cercopithecus pat.* Fig. 30. *Hylobates synd.* Fig. 31. *Simia sat.* Fig. 32. *Anthropopithecus troglodytes.* *) Eine verbindende Fascie. Röm. Ziffern = Halswirbel. Arab. Ziffern = Brustwirbel.

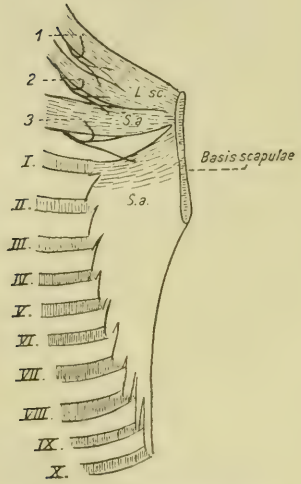
Lemur macaco. Der Muskel hat zweierlei Ursprünge: mit einem ganz schmalen dünnen Muskelstreifen entspringt er von der Crista occipitalis, wobei die Ursprungspartie von den äußersten Fasern des M. st.-cl.-m. bedeckt wird. Der Hauptteil des Muskels entspringt vom III. (in einem Falle vom VI.) H.W. und reicht caudal bis zum V. B.W.; der Ursprung an der Wirbelsäule — an der Seitenwand der Processus spinosi — ist durchweg muskulös.

Die Insertion nimmt die ganze Basis scapulae ein; am Angulus caud. ist der Muskel mit dem M. serrat. ant. fest verwachsen, am Angulus cran. inseriert sehnig die Occipitalportion, die hier mit dem M. lev. scap. fest verbunden ist. So nehmen diese drei Muskel die ganze vertebrale Seite der Scapula ein, an der sie zu einer einzigen Insertion verwachsen sind (Fig. 24).

Die Nerven treten zwischen den Zacken des Levator und des Serrat. ant. hervor (Fig. 33); aus C_4 erhält die Occipitalportion einen Zweig, aus C_5 und C_6 gelangen Äste zur Hauptportion. C_4 verläuft

zwischen der ersten und zweiten Zacke des Levator und gibt an jede Zacke je einen Ast ab. C_5 verläuft zwischen der zweiten Zacke des Levator und der Pars cranialis des Serratus (*s.a.b.* der Fig. 33) und gibt jederseits einen Ast ab. C_6 endlich kommt zwischen dem caudalen Rande der Pars cranialis des Serratus und dem cranialen Rande der Pars caudalis des Serrat. ant. zum Vorschein. — Das Verhalten der den Rhomboides versorgenden Nerven in einem anderen Falle wurde bereits bei Besprechung der Innervation des Levator S. 381 dargestellt (siehe auch Fig. 22). Murie und Mivart (1872, S. 56) beschreiben die Occipitalportion unter dem Namen Rhomboideus capitis; dieser Rhomb. cap. ist ebenfalls an der Insertion mit dem Levator ang. scap. verbunden. —

Fig. 33.



Lemur macaco. Schematische Figur zur Darstellung des Nervenverlaufs zum M. levator scapulae (*L.sc.*), M. serratus anticus (*S.a.*, *S.a.b.* = Pars cranialis des Serratus) und M. rhomboides. Nerven aus dem C_4, C_5, C_6. Ansicht von der Dorsalseite. 1 = abgeschnittener Zweig für die Occipitalportion des Rhomboides. 2 u. 3 = abgeschnittener Zweig für den Hauptteil des Rhomboides.

Der Hauptteil des Muskels ist so einheitlich, daß von einer Trennung in maior und minor nicht gesprochen werden kann.

Cebus apella. Ursprung: a) Vom Occipitale und zwar von der Linea occipitalis; diese Ursprünge sind äußerst dünn. b) In der Medianebene vom Septum intermusculare nuchae und vom VII. H.W.—VI. B.W. von den Processus spinosi. Die Ursprünge vom Occipitale (a) und vom Halse (b) sind nicht getrennt (Fig. 25). Die Teile, die von den Processus spinosi kommen und beinahe horizontal verlaufen, sind sehr stark und repräsentieren somit die sog. Hauptportion bei getrennten Occipital- und Cervicalursprüngen.

Ansatz: Vom Occipitale und von der Wirbelsäule laufen alle Fasern gemeinsam konvergierend zur Basis scapulae, doch nehmen sie nicht die ganze Basis ein, denn cranial inserieren sie erst an der Stelle, wo die Spina scapulae den Margo vertebralis erreicht, so daß also der vertebrale Rand der Fossa supraspinata vom Rhomboides nicht eingenommen wird. —

Keine Trennung in maior und minor.

Der den Rhomboides innervierende C_4 tritt caudal von der dritten Zacke des Serrat. ant. hervor, gibt Äste an die cranialen Teile dieses Muskels ab, teilt sich dann in zwei Äste, die intramuskulär verlaufen und hierauf einzeln in den Rhomboides eintreten (siehe Fig. 35 und Beschreibung S. 393).

Ateles ater. Ursprung: Die Occipitalportion kommt als ein ganz schmales und dünnes Muskelbündel vom lateralen Teile der Linea occipitalis; sie verläuft ganz selbständig und inseriert auch getrennt vom Hauptteile an der Basis scapulae, dicht caudal vom Angulus cran. scap. (Fig. 26).

Die Hauptportion entspringt von der Seite der Processus spinosi des VI. H.W.—VI. B.W. und inseriert als einheitlicher Muskel, ohne Trennung in maior und minor, an der Basis scapulae, so daß der Angulus cran. und der Angulus caud. frei bleiben.

Der den Muskel versorgende C_5 verläuft innerhalb der Pars cranialis des Serratus, so daß er nur künstlich dargestellt werden kann, denn er bildet noch im Muskel selbst ein Geflecht, aus dem zwei Äste für die Pars cranialis selbst entspringen. Nahe an der Basis scapulae kommen drei selbständige Äste des C_5 zum Vorschein, um getrennt zum Rhomboides zu verlaufen (Fig. 36 und S. 394).

Cynocephalus babuin. Der Rhomboides entspringt einheitlich von der Linea occipitalis, vom Septum intermusculare nuchae und von den Processus spinosi des VII. H.W.—IV. B.W. Die am Occipitale entspringende Portion ist äußerst dünn, während die von den Processus spinosi der Wirbel kommenden Bündel sehr stark sind (Fig. 27).

Die Insertion findet an der Basis scapulae statt; nur der Angulus cran. wird von dem Levator eingenommen.

Die Innervation erfolgt aus dem C_4.

Keine Trennung in maior und minor.

Broca (1869, p. 312) nennt den Teil des Muskels, der bei seinem *Cynocephalus* von der Linea occipitalis entsprang, einen Rhomboïde du cou, Pagenstecher dagegen Rhomb. minor: »er empfängt hier eine Partie, die von der linea semicircularis sup. unter dem Cucullaris herkommt« (1867, S. 129).

Macacus maurus. Die Occipitalportion besteht aus zwei Teilen, nämlich zwei schmalen dünnen Muskelbündeln, die von der Linea occipitalis entspringen. Zwischen beiden besteht eine Lücke (Fig. 28), die durch eine verbindende Fascie überbrückt ist. Das lateral liegende Muskelbündel liegt zum Teil unter den äußersten Fasern des Sterno-cl.-m.

Die Hauptportion entspringt mit ganz schmalem Zipfel in der Medianebene vom Occipitale, vom Septum nuchae und von den Processus spinosi des VII. H.W.—VII. B.W.

Die gesamten Fasern, sowohl vom Occipitale als auch von der Wirbelsäule, konvergieren gegen die Basis scapulae, die sie ganz einnehmen. Am Angulus caud. scap. ist der Rhomboides fest mit dem Serrat. ant. verwachsen, so daß er nur mit dem Messer gesondert werden konnte.

Eine Trennung in Rhomb. maior und Rhomb. minor ist nicht vorhanden.

Haughton (1867, p. 284) beschreibt bei einem *Macacus nemestrinus* den M. rhomboides genau so, wie er oben beim *Macacus maurus* vorgefunden wurde. Er sagt auch, daß diese accessorischen Occipitalbündel bei den meisten Macacen, Cercopithecen und Cynocephaliden vorkommen und beim *Cebus* fehlen sollen.

Die Innervation erfolgt aus drei Segmenten: C_3, C_4 und C_5. Der Nervenverlauf ist beim Serratus (S. 394) beschrieben.

Cercopithecus patas. Ursprung. Die Occipitalportion entspringt von dem lateralen Teil der Linea occipitalis als dünnes, selbständiges Muskelbündel. Die Hauptportion entspringt von der Wirbelsäule und zwar vom III.—VII. H.W. vom Nackenseptum und vom VII. H.W.—V. B.W. vom Seitenrande der Processus spinosi.

Ansatz. Mit Ausnahme des Angulus cran. wird die ganze Basis scapulae von der Insertion eingenommen; der Angulus cran. selbst wird vom Lavator in Anspruch genommen (Fig. 29).

Die Innervation erfolgt aus drei Segmenten, nämlich C_3, C_4, C_5. Aus C_3 gelangt ein Zweig zur Occipitalportion; er verläuft ventral von der ersten Serratuszacke (vom Processus transv. der V. H.W.), dringt dann in dieselbe hinein und kommt an der Dorsalseite zum Vorschein (Fig. 37, S. 395), hier gibt er zwei Äste ab und zwar einen für die erste und einen für die zweite Zacke des Serratus und teilt sich dann in zwei Äste, von denen einer zur Occipitalportion und einer zur Hauptportion des Rhomboides zieht. Der Ast aus C_4 verläuft vorerst ebenfalls an der Ventralseite der Pars cranialis des Serratus und durchbohrt hierauf diesen Muskelteil an der Stelle, wo sich die Zacke vom VI. und VII. H.W. vereinigt; an dieser Stelle gibt er einen stärkeren Nebenast ab, der durch die dritte und vierte Zacke (also vom VII. H.W. und I. Rippe) zieht und sich am caudalen Rande der Pars cranialis mit dem C_5 verbindet. Aus diesem Nebenast entspringt zwischen der zweiten und dritten und zwischen der

dritten und vierten Zacke je ein Ast, die Zweige für diese Teile der Pars cranialis abgeben und sich hierauf zu einem Nerv verbinden, der wiederum mit dem Ast aus C_3 eine Anastomose bildet; der so kombinierte Nerv verläuft an der dorsalen Oberfläche des Serratus und gelangt zum Rhomboides, den er innerviert. —

Hylobates syndactylus. Der Muskel hat keine Occipitalursprünge und zeigt auch keine Trennung in Rhomb. maior und Rhomb. minor. Nur in einem einzigen Falle konnte in der Höhe zwischen dem II. und III. B.W. eine Andeutung einer solchen Trennung konstatiert werden. Deniker (1885, S. 140) konnte an seinem *Hylobates* am proximalen Rande ein Bündel abtrennen, das er als M. rhomboides minor beschreibt. Kohlbrugge (1890, S. 222) sagt, daß er ähnliche Zustände vorgefunden hat, doch eine wirkliche Trennung sei nirgends vorhanden gewesen.

Ursprung: Vom VII. H.W. oder I. B.W. bis zum VII. oder VIII. B.W. von den Processus spinosi und zwar fleischig, nur der craniale Teil des Ursprunges — am VII. H.W. oder I. B.W. — ist sehnig.

Ansatz: Die ganze Basis scapulae, mit Ausnahme der Gegend um den Angulus cran. scap. Am Angulus caud. ist der Muskel mit dem Serratus fest verwachsen, da dieser Muskel hier an die Dorsalseite hinübergreift (Fig. 30).

Die Innervation erfolgt aus dem C_4 oder C_5 oder C_4 und C_5; ebenso berichtet Kohlbrugge (1890, S. 222).

Simia satyrus. Der Muskel entspringt vom Occipitale mittels einer besonderen Portion, die beinahe bis zum Angulus cran. scapulae selbständig ist. Die Hauptportion entspringt ebenfalls vom Occipitale mit äußerst dünnen, schwachen Muskelfasern, weiters vom Septum intermusculare nuchae und vom I.—VII. B.W. von den Processus spinosi (Fig. 31).

Der Teil, der etwa dem Rhomboides des Menschen entsprechen würde und vom I.—VII. B.W. entspringt, ist sehr stark, während die übrigen Teile äußerst dünn sind.

Ansatz: Basis scapulae, der Angulus cran. wird vom Levator, der Angulus caud. vom Serratus eingenommen.

Die Innervation erfolgt aus dem C_4 und C_5.

Auch Primrose, Barnard, Bischoff u. a. haben beim Orang eine Occipitalportion vorgefunden.

Anthropopithecus troglodytes. Ursprung: Der Muskel entspringt direkt von den Processus transv. des VII. H.W.—VII. oder auch

VIII. B.W. (in einem Falle reichte er cranial bis zum III. H.W.), ohne irgendwo eine Trennung in maior und minor aufzuweisen.

Ansatz: Die caudalen zwei Drittel der Basis scapulae. Das craniale Drittel wird von dem breiten Ansatz des Levator eingenommen, der mit seinen caudalen Fasern an den Ansatz des Rhomboides reicht. Am Angulus caud. ist der Muskel mit dem Serratus untrennbar verwachsen, der auch auf die Dorsalseite der Scapula hinübergreift (Fig. 32).

Innervation: C_3 und C_4; C_4 und C_5.

Gratiolet et Alix (1866, p. 139) beschreiben bei einem *Troglodytes Aubryi* einen Rhomboides mit Occipitalportion, doch bemerken sie, daß diese Occipitalportion ganz aponeurotisch war.

Sutton (1884, p. 76) bemerkt, daß der Rhomboides nicht getrennt war, ebenso Vrolik (1841, p. 18). Virchow (1909, S. 144) gibt folgende Beschreibung: »Trotz der geringen Größe des Tieres ist der Muskel absolut so stark wie beim Menschen. Er entspringt vom Nackenseptum in der Höhe der Dornen der drei oberen Halswirbel und von den folgenden Dornen bis zu dem des V. B.W. Der Ansatz ist wie beim Menschen. Der Muskel ist daher am Ursprung erheblich breiter wie am Ansatz und seine beiden Ränder sind nicht parallel. Der obere Rand ist stärker geneigt wie beim Menschen, der untere verläuft horizontal.«

6. M. serratus anticus.

Manche Autoren unterscheiden bei diesem Muskel drei Portionen, einige dagegen nur zwei; in den hier vorliegenden Fällen kamen bei einer Teilung des Muskels stets nur zwei Portionen zur Beobachtung, es konnte jedoch einigemal annähernd an der Stelle, wo die sog. mittlere Abteilung (Portio media) liegt, eine Lücke nachgewiesen werden, die event. auch durch eine Fascie überbrückt sein konnte. In der nachfolgenden Beschreibung wird die obere Abteilung als Pars cranialis (craniale Abteilung, Eisler 1912, S. 498) und die zweite als Pars caudalis (Portio media + Portio inferior oder Serratus anticus maior im Gegensatze zum Serratus minor, nach Livini 1907 — Eisler 1912, S. 499) bezeichnet.

Nycticebus tardigradus. Der Serratus ist deutlich in eine Pars cranialis und eine Pars caudalis getrennt. Die Pars cranialis entspringt als ein massiver, starker Muskel ohne Zackenbildung von der I.—III. Rippe; die Pars caudalis hat folgenden Ursprung:

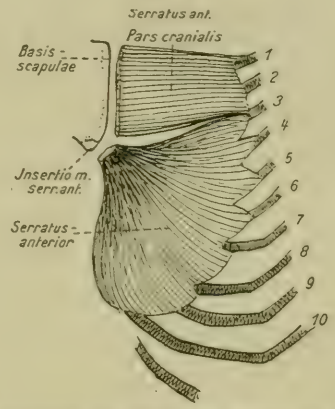
von	der	III.	Rippe	1	Zacke
-	-	IV.	-	1	-
-	-	V.	-	1	-
-	-	VI. + VII.	-	1	-
-	-	VII. + VIII.	-	1	-
-	-	IX. + X.	-	1	-

Ansatz: Die Pars cranialis verläuft als eine flache, dicke Muskelplatte fast horizontal zur Basis scapulae, die sie beinahe in ihrer ganzen Länge einnimmt. Nur am Angulus caudalis bleibt eine kleine Strecke frei, die der Pars caudalis als Anheftungsstelle dient.

Die Pars caudalis bildet einen fächerförmig ausgebreiteten Muskel, der sich gegen den Ansatz hin zu einer dicken, sehr festen Spindel verjüngt, die zum Teil sehnig wird. Dieser runde Muskelbauch setzt sich an der noch freien Strecke der Basis scapulae, am Angulus caudalis und an der Dorsalfläche der Scapula an.

Die Pars cranialis erhält gemeinsam mit dem Rhomboides ihre Nerven aus $C_5 + C_6$; die Pars caudalis wird durch den N. thoracicus longus versorgt, der dem 6., 7. und 8. Segment entstammt. Der Zweig aus C_8 war äußerst dünn.

Fig. 34.



Nycticebus tardigradus. M. serratus anticus deutlich getrennt in eine Pars cranialis und eine Pars caudalis. Ansicht von der Ventralseite.

Lemur macaco. Der Serratus ist deutlich in eine Pars cranialis und eine Pars caudalis getrennt.

Die Pars cranialis entspringt von den Processus transversi des V. u. VI. H.W. und zieht als ein platter, starker und einheitlicher (d. h. ohne Zackenbildung) Muskel zum cranialen Drittel der Basis scapulae, an dem er direkt ansetzt; an der Ansatzstelle ist ihm der Levator dicht angelagert, zum Teil mit ihm verwachsen. Zwischen der Pars cranialis und der Pars caudalis besteht eine breite Lücke.

Die Pars caudalis entspringt mit 8—10 Zacken von der I.—IX. oder X. Rippe.

Die Fasern dieses Teiles konvergieren zur Scapula, von der sie die caudalen zwei Drittel einnehmen; hier stoßen die beiden Teile aneinander.

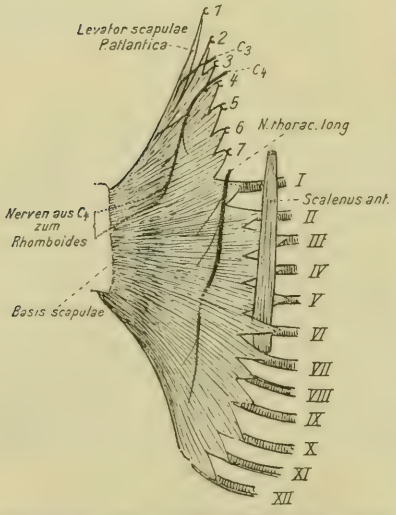
An der ventralen Seite wird der Muskel zum Teil vom Scalenus anticus bedeckt, der caudal bis zur 5. oder 6. Rippe reicht. In einem Falle war er in der Höhe der 4. und 5. Rippe mit dem caudalen Ende des Scalenus ant. derart verflochten, daß er nur künstlich getrennt werden konnte.

Die Pars cranialis erhält gemeinsam mit der zweiten Zacke des Levator und der Hauptportion des Rhomboides einen Ast aus C_5 und gemeinsam mit dem cranialen Teil der Pars caudalis und der Hauptportion des Rhomboides einen Ast aus C_6. Das Verhalten der Nerven ist in einem Falle bereits bei Beschreibung der Innervation des Rhomboides (S. 386 und Fig. 33), in einem anderen Falle bei Beschreibung der Innervation des Levator (S. 380, Fig. 22) genau geschildert worden.

Die Pars caudalis wird in ihrer Gesamtheit von der ventralen Seite durch den N. thoracicus longus innervirt, der seine Fasern aus dem C_6 und C_7 bezieht. — Auch Murie und Mivart (1882, p. 56) haben bei verschiedenen Vertretern der Lemuroidea Verbindungen des Serratus mit dem Scalenus nachweisen können.

Cebus apella. Wie bereits beim Levator erwähnt wurde, nimmt der Serratus von allen Halswirbeln Ursprung. Nur die erste Zacke — die Levatorzacke — zeigt eine gewisse Selbständigkeit, indem sie weiter distal als die übrigen Zacken getrennt ist und auch einen eigenen Nerv aus C_3 erhält. Alle Zacken, die von den Processus transversi der Halswirbelsäule kommen, sind deutlich ausgeprägt, jedoch viel kleiner als die Rippenzacken, die von der I.—XII. Rippe kommen. Zwischen der letzten Wirbelzacke und der ersten Rippenzacke ist die Lücke etwas größer, was man als eine Andeutung der Grenze zwischen der Pars cranialis und der Pars caudalis ansehen könnte. Im übrigen jedoch ist der Muskel ganz einheitlich, wie dies die nachstehende Fig. 35 zeigt, und nur in der Inner-

Fig. 35.



Cebus apella. Der einheitliche M. levator-serratus mit den Nerven C_3, C_4 und N. thoracicus long. M. scalenus ant. (abgeschn.) reicht caudal bis zur VII. Rippe.

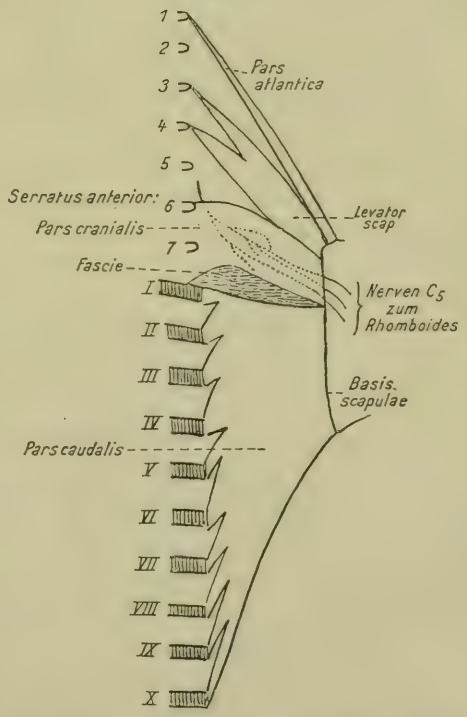
vation liegen die Beweise für eine gesonderte Stellung der cranialen Abteilung.

Wie aus der obigen Figur zu ersehen ist, wird der Muskel an seinen Rippenursprüngen zum Teil von dem M. scalenus anticus bedeckt, der an der VI. Rippe von den Muskelfasern des Serratus überlagert wird.

Ansatz: Der ganze einheitliche Muskel inseriert an der Basis scapulae, die er in ihrer ganzen Länge einnimmt. Am Angulus caud. scap. reicht er auch auf die Dorsalseite hinüber, an der er sehnig sehr fest angeheftet ist.

Innervation: Die erste Wirbelzacke erhält einen Ast des C_3, der zwischen der zweiten und dritten Zacke zum Vorschein kommt und diese oberste Zacke von der Ventralseite innerviert. Die übrige Halsportion erhält ihren Ast aus C_4, der zwischen der dritten und vierten Zacke hervorkommt und an der Ventralfläche des Muskels verläuft, wobei er ihm Äste abgibt; dann teilt sich dieser Nerv und tritt in den Muskel hinein, in dem er weiter bis zum Rhomboides verläuft, den er innerviert. Die ganze Rippenportion des Serratus wird durch den N. thoracicus longus versorgt, der dem C_5 und C_6 entstammt und eine kurze Strecke auch intramuskulär verläuft.

Fig. 36.



Ateles ater. Schemat. Figur. Ansicht von der Dorsalseite. M. lev. scap., M. serratus ant. Die den M. rhomboides und die Pars cranialis des Serratus ant. versorgenden Nerven kommen aus C_5, die innerhalb dieser Pars cran. ein Geflecht bilden.

Ateles ater. Ursprung: Die Pars cranialis entspringt von dem Querfortsatze des 6. u. 7. Halswirbels und von dem cranialen Rande der ersten Rippe (Fig. 36). Cranial liegt ihr der caudale Rand des Levator scap. dicht an; von der Pars cau-

dalis ist sie getrennt, nur an der Insertion stoßen diese zwei Teile aneinander. Die Lücke zwischen den beiden wird durch eine Fascie überbrückt.

Die Pars caudalis entspringt mit 10 Zacken von der I.—X. Rippe. Die Insertion der beiden Teile erfolgt selbständig; die Pars cranialis nimmt das craniale Drittel, die Pars caudalis die zwei caudalen Drittel der Basis scapulae ein.

Die beiden Muskelteile werden gesondert innerviert, der craniale Teil duch C_5, der caudale durch den Thoracicus longus, der aus C_6 und C_7 entspringt. Der den cranialen Teil versorgende Ast des C_5 gelangt zu dem Muskel von der ventralen Seite her, tritt in ihn hinein, bildet dann in ihm ein einfaches Geflecht, aus dem mehrere Innervationsästchen entspringen; weiter distal entstehen aus diesem intramuskulären Nervengeflecht drei selbständige Nerven, die knapp vor der Basis scapulae an die dorsale Oberfläche gelangen, um zum Rhomboides zu verlaufen.

Der Verlauf des Nervus thoracicus weist nichts Besonderes auf.

Cynocephalus babuin. Die Pars cranialis entspringt von den Processus transversi des V., VI. und VII. H.W. und der I. Rippe, die Pars caudalis von der I.—X. Rippe mit sieben breiten Zacken. Zwischen den beiden Teilen besteht eine schmale Lücke, die jedoch nicht ganz bis zur Insertion reicht.

Ansatz: Die beiden Teile nehmen mit ihrer Insertion die ganze Basis scapulae ein.

Innervation: Pars cranialis durch C_4 und C_5, Pars caudalis durch den N. thoracicus longus aus C_6, C_7 und C_8.

Macacus maurus. Wie bereits S. 383 erwähnt wurde, bildet der Levator hier keinen selbständigen Muskel, sondern wird nur durch zwei vom Atlas und Epistropheus kommende, etwas mehr ausgesprochene Zacken repräsentiert. Auf diese zwei Levator-Zacken folgt die geschlossene Muskelplatte. Somit kann in diesem Falle eine gesonderte Pars cranialis nicht unterschieden werden und man kann sagen, der Serratus anticus entspringt bei diesem *Macacus* von sämtlichen Halswirbeln und von den ersten neun Rippen. Nur insoweit ist ein Unterschied zwischen der Halspartie und der Rippenpartie wahrzunehmen, als die Rippenzacken viel größer und bei weitem deutlicher ausgeprägt sind, als die Halszacken.

Innervation: Der ganze Muskelbauch konvergiert zum Margo vertebralis scapulae, den er in seiner ganzen Länge einnimmt. Am Angulus cran. scap. ist der Ansatz mit dem Ansatz des Rhomboides fest verwachsen.

Der gesamte Muskel bezieht aus 5 Segmenten seine Nerven: C_3—C_7.

Der erste Nerv — aus C_3 — tritt zwischen der Atlas- und Epistropheuszacke zum Muskel und innerviert ihn von der dorsalen Seite, indem er je einen Ast an die erste und zweite Zacke abgibt; ein dritter Ast zieht intramuskulär weiter, gelangt vor der Basis scapulae an die dorsale Oberfläche und verläuft zum Rhomboides; der zweite und dritte Nerv, aus C_4 und C_5, versorgen den übrigen Teil der Halsportion des Serratus, wobei aus dem C_4 noch ein dünner Ast für die zweite Zacke abgeht, verlaufen weiter eine Strecke intramuskulär, um in der Nähe der Basis scapulae an die Oberfläche und dann zum Rhomboides zu treten.

Die ganze Rippenportion wird durch den N. thoracicus versorgt, der seine Fasern aus dem C_6 und C_7 bezieht. —

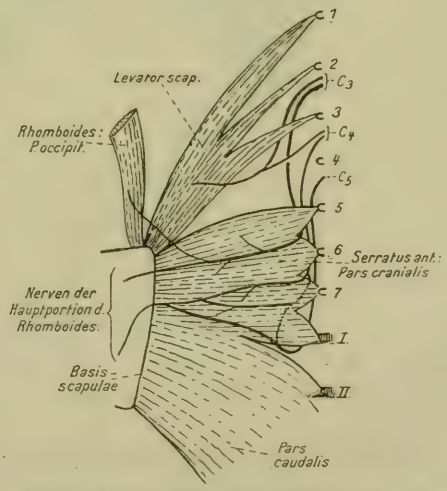
Auch Haughton (1812, p. 284) beschreibt bei einem *Macacus nemestrinus* einen einheitlichen Levator-Serratus.

Cercopithecus patas. Die Pars cranialis entspringt von den Querfortsätzen des V.—VII. H.W. und von der ersten Rippe; zwischen der ersten und zweiten Rippe besteht ein starker Einschnitt, der für die Pars cranialis die caudale Grenze bildet, die durch den Verlauf eines Nerven noch deutlicher angegeben wird.

Die Pars caudalis entspringt mit starken, breiten Zacken von der II.—VIII. Rippe.

Die beiden Teile inserieren gemeinsam als ein einziger Muskel an der ganzen Basis scapulae. Der genaue Verlauf der die Pars cranialis versorgenden Nerven C_3, C_4 und C_5 wurde bereits S. 388 dargestellt.

Fig. 37.



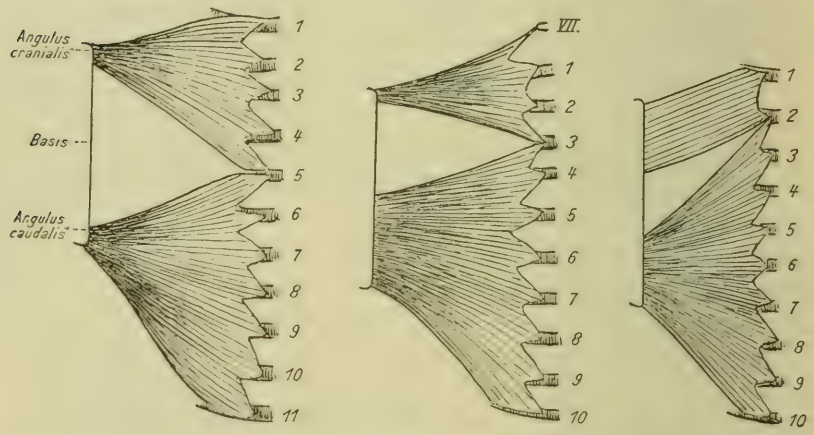
Cercopithecus patas. Schematische Figur zur Darstellung des Nervenverlaufes zum Rhomboides, Levator und zur Pars cranialis des Serratus. Dorsalansicht. C_3, C_4, C_5. 1—7 Querfortsätze der Halswirbel. I, II Rippen.

Der übrige Teil des Muskels erhält durch den N. thoracicus longus Fasern aus C_5; C_6 und C_7.

Hylobates syndactylus. Bei den drei untersuchten Tieren wurden verschiedene Zustände gefunden. Die beiden Teile, die Pars cranialis und die Pars caudalis, konnten stets sehr gut unterschieden werden, allein die gegenseitige Abgrenzung, d. h. die Ausbreitung des einen oder des anderen Teiles wechselten.

1. Fall. Die Pars cranialis entspringt von der I.—V. Rippe mit fünf Zacken, die zu einem kurzen, konischen und sehr starken Bauche konvergieren, der am Angulus cran. scap. neben dem Levator inseriert. Die Pars caudalis entspringt mit 7 starken Zacken von der V.—XI. Rippe; der aus diesen 7 Ursprungszacken gebildete,

Fig. 38. Fig. 39. Fig. 40.



Hylobates syndactylus. Drei verschiedene Formen des Serratus anticus. Ansicht von der Ventralseite. Schematisch. 1—11 Ursprünge an den Rippen. VII. Ursprung vom Querfortsatz des VII. H. W. Ansatz an der Basis scapulae, am Angulus cranialis und am Angulus caudalis.

platte Muskelbauch verjüngt sich derart, daß aus ihm ein dicker, jedoch ganz runder Muskelbauch wird, der am Angulus caudalis scap. inseriert; zwischen beiden Muskelbäuchen besteht also an der Insertion eine Lücke von der ganzen Länge des Margo vertebralis scapulae.

2. Fall. Die Pars cranialis entspringt mit einer dünnen, schmalen Zacke vom Querfortsatze des VII. H.W. und mit drei stärkeren Zacken von der I.—III. Rippe. Aus dem anfänglich platten Muskel entwickelt sich ein starker, drehrunder Bauch, der am Angulus cran. scap. inseriert.

Die Pars caudalis entspringt mit 8 starken Zacken von der III.—X. Rippe; der platte Muskel, der gegen den Ansatz dicker und

schmäler wird, nimmt mit seinem Ansatz etwa die caudale Hälfte der Basis scapulae ein, so daß zwischen beiden Muskelpartien eine große dreieckige Lücke übrig bleibt.

3. Fall. Die Pars cranialis entspringt, ohne ausgesprochene Zacken zu bilden, als platter Muskel von der I. und II. Rippe. Die Fasern laufen parallel zur Basis scapulae, an der sie in derselben Breite wie der Ursprung direkt ansetzen und etwa ein Drittel der Basis scapulae einnehmen. Die Pars caudalis nimmt ihren Ursprung von der II.—X. Rippe; die Fasern des ursprünglich platten Muskels konvergieren gegen das caudale Drittel der Basis scapulae, die sie zur Anheftung benutzen. Am Ansatz ist der Muskel infolge der starken Verjüngung zu einem kurzen, dicken und runden Bauche geworden.

Auch Kohlbrugge (1890, S. 228) hat bei *Hylobates leuc.* und *Hylobates ag.* den Muskel in zwei Portionen getrennt vorgefunden, ebenso Deniker (1885, S. 139). —

Innervation. 1. Fall: die Pars cranialis durch C_5 und C_6, die Pars caudalis durch N. thoracicus longus aus C_7.

2. u. 3. Fall: die Pars cranialis durch C_5, die Pars caudalis durch C_6 und C_7.

Kohlbrugge (l. c.) erwähnt ebenfalls für den Thoracicus longus C_6 und C_7 als Quellen; weiter sagt er: »bei *Hylobates syndactylus* erhält der Zweig des N. thoracicus posterior, welcher die proximale (also die Pars cranialis) innerviert, eine Verstärkung vom N. thoracicus longus, so daß bei diesem Affen also beide Portionen Zweige vom N. thorac. long. erhalten«.

In den drei beschriebenen Fällen konnte eine solche Verbindung nicht nachgewiesen werden, da die beiden Portionen stets gesondert innerviert werden, d. h. nicht nur durch eigene Nerven, sondern auch aus verschiedenen Segmenten.

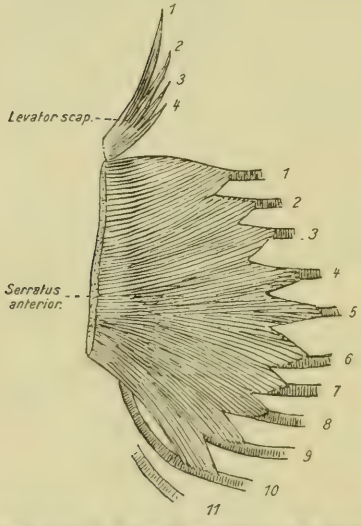
Simia satyrus. Der Serratus ant. ist ungeteilt; er entspringt mit zehn wohlausgebildeten und starken Zacken von den zehn cranialen Rippen; nur die erste Zacke von der I. Rippe ist stärker als die übrigen und nimmt auch der Länge nach von der Rippe Ursprung. Der Serratus ant. war daher in diesem Falle von dem von den ersten vier Halswirbeln entspringenden Levator durch eine sehr breite Lücke getrennt. Bei dem von Fick beschriebenen Orang hatte jedoch der Levator sieben Zacken von allen Halswirbeln, so daß natürlich die beiden Muskeln in ihrem Ursprung eine einheitliche Muskelplatte bildeten. Ebenso Hepburn (1892) und Primrose

(1899) haben beim Serratus des Orang auch Wirbelzacken nachgewiesen.

Der geschlossene Muskelbauch inserierte an der ganzen Basis scapulae.

Wenn auch nach den Ursprüngen der Muskel ganz einheitlich erschien, so konnte man doch nach dem Verhalten der Nerven der cranialen Partie eine gewisse Selbständigkeit nicht absprechen, denn dieser Teil wurde durch einen besonderen aus C_6 und C_7 entspringenden Nerv versorgt, während der übrige, größere Teil in der gewöhnlichen Weise durch den Bellschen Nerv Fasern aus C_7 und C_8 erhielt.

Fig. 41.



Symia satyrus. M. levator scapulae und M. serratus ant. Ansicht von der Ventralseite. Schematisch.

Anthropopithecus troglodytes. Der Muskel zeigt einige individuelle Variationen.

1. Fall. Es besteht eine deutliche Pars cranialis, die von der I. und II. Rippe ohne Zacken entspringt und als ein sehr starker, platter, jedoch kurzer Muskel am Angulus cranialis inseriert.

Die Pars caudalis entspringt mit neun Zacken von der III.—XI. Rippe und inseriert an der ganzen Basis scapulae (s. Fig. 42).

Die Innervation konnte in diesem Falle wegen der vorhergegangenen Section nicht mehr festgestellt werden.

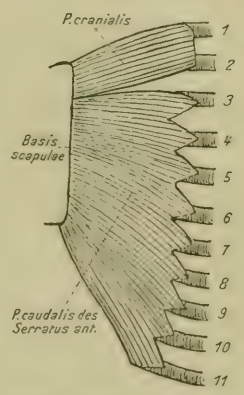
2. Fall. Der Serratus ant. entspringt mit 11 Zacken von der I.—X. Rippe. Die 1. und 2. Zacke sind undeutlich und verschmelzen bald, auch sind sie stärker, kürzer und verlaufen horizontal; die übrigen neun Zacken sind länger und schwächer. Der ganze Muskel ist einheitlich, so daß eine Pars cranialis und eine Pars caudalis nicht unterschieden werden können.

Der Ansatz nimmt die ganze Basis scapulae ein. Am Angulus caud. ist der Serratus mit dem Rhomboides verwachsen.

Die craniale Partie, etwa die 1. und 2. Zacke, erhält einen besonderen, dem C_5 entstammenden Nerv; den übrigen Teil versorgt der Thoracicus longus aus dem C_6 und C_7.

3. Fall. Eine Trennung in Pars cranialis und Pars caudalis ist angedeutet; die erstere entspringt mit kurzen, starken Zacken von der I.—III. Rippe, die zweite von der III.—XII. Von der III. Rippe entspringen also zwei Zacken, die durch eine schmale, aber deutliche Lücke getrennt sind, die jedoch nicht bis zum Ansatze reicht. Die Insertion erfolgt an der ganzen Basis scapulae. Die Zacke von der I.—III. Rippe erhält ihren Nerv aus C_5, die übrigen Zacken werden durch den Thoracicus versorgt, der seine Fasern aus C_6 und C_7 bezieht.

Fig. 42.



Anthropopithecus troglodytes. M. serratus in eine Pars cranialis und eine Pars caudalis getrennt. Ansicht von der Ventralseite. Schematisch.

Virchow (1909, S. 144) hat sehr ähnliche Zustände vorgefunden: »Betrachtet man den Muskel von der vorderen Fläche, so sieht man, daß eine obere Portion des Muskels, welcher an den oberen Winkel der Scapula geht, an den drei ersten Rippen entspringt. Dieselbe hat eine steilere Verlaufsrichtung wie der übrige Muskel, ist aber von diesem nicht getrennt, sondern bildet mit ihm eine Tasche, in welche man von unten hinein kann.« Vrolik fand ihn genau so wie beim Menschen (1841, S. 18). Champneys hat wiederum auch eine Cervicalportion gefunden, was bei Hepburn nicht der Fall war (1892, p. 156).

III. Übersicht der Innervation.

1. M. sterno-cleido-mastoideus.

Dieser zusammengesetzte Muskel diploneurer Natur zeigt bei den untersuchten Primaten Zustände, die an manche Variationen beim Menschen erinnern. Es ist vor allem bemerkenswert, daß die Sternalportion in einigen Fällen bloß vom N. XI. versorgt wurde und daß, umgekehrt die Clavicularportion nur Cervicaläste erhielt. So erwähnt z. B. auch Bolk als Innervation der Sternalportion N. XI., der Clavicularportion C_2. Beim *Lemur macaco* wurde in den beiden untersuchten Fällen der Sternalkopf bloß vom N. XI., der Clavicularkopf nur von Cervicalästen innerviert, und zwar in einem Falle durch C_2 und in einem durch C_2 und C_3. Beim *Cynocephalus ham.*,

Cynocephalus babuin, *Macacus cynomolgus*, *Cercopithecus sabaeus*, *Cercopithecus patas* und *Simia satyrus* wurde der gesamte Muskel nur durch den N. accessorius versorgt. Die nachfolgende Tabelle gibt eine Übersicht der gefundenen Tatsachen.

Tabelle 1.

Sterno-cleido-mastoideus	Anzahl der Köpfe	Innervation
Nycticebus tardigradus	2	XI, 2
Lemur macaco	2	XI, 2, 3
- -	2	XI, 2
Cebus apella	2	XI, 2
- *flavus*	2	XI, 3
- -	2	XI, 3
Ateles ater	2	XI, 2
Cynocephalus hamadryas	2	XI
- *babuin*	2	XI
- *anubis*	3	XI, 2
Macacus cynomolgus	2	XI
- *maurus*	2	XI, 3
Cercopithecus sabaeus	3	XI
- *patas*	3	XI
- -	3	XI
- -	2	XI, 2
Hylobates syndactylus	2	XI, 3
- -	2	XI, 2
- -	2	XI, 2
- -	2	XI, 2, 3
Simia satyrus	2	XI
Anthropopithecus troglodytes	2	XI, 2
- -	2	XI

Als Cervicalzuschuß wird beim Menschen angegeben:

C_3 } Ruge, 1908
C_2, C_3 } (ebenso Henle, Sappey u. a.
C_3, C_4 Bardeleben (nach Eisler)

C_4 für den M. sterno-cleido-mastoideus scheint eine seltene Ausnahme zu sein, die auch bei den untersuchten Primaten nicht vorgefunden wurde. Am häufigsten kommt der C_2 in Betracht.

In zwei Fällen, bei einem *Cebus flavus* und einem *Macacus maurus* wurde ein selbständiger M. cleido-occipitalis gefunden, der in beiden Fällen durch dieselben Nerven wie der M. st.-cl.-m. versorgt wurde, nämlich N. XI. und C_3.

In mehreren Fällen wurde der Muskel in seinem proximalen

Teile von dem N. accessorius durchbohrt; auch verlief dieser Nerv manchmal zwischen den beiden Köpfen, um sie von der ventralen und dorsalen Fläche zu innervieren.

Beim Gorilla wurde durch Eisler (S. 355) auch der N. XII. und C_1 nachgewiesen, beim Menschen N. XII. durch Manbrac u. a.

2. M. trapezius.

Tabelle 2.

Trapezius	Der Ursprung reicht bis zum B.W.	Innervation
Nycticebus tardigradus	12	XI, 2, 4
Lemur macaco	10	XI, 4
- -	10	XI, 3, 4
Cebus apella	11	XI, 3, 4
- *flavus*	11	XI, 3
- -	11	XI, 4
Ateles ater	9	XI, 2, 4
Cynocephalus hamadryas	11	XI, 3
- *babuin*	8	XI, 3
- *anubis*	10	XI, 3
Macacus cynomolgus	10	XI, 3
- *maurus*	9	XI, 4
Cercopithecus sabaeus	11	XI, 3
- *patas*	10	XI, 3
- -	9	XI, 2, 3
Hylobates syndactylus	10	XI, 3, 4
- -	11	XI, 2, 3
- -	11	XI, 3, 4
- -	12	XI, 3, 4
Simia satyrus	9	XI, 3
Anthropopithecus troglodytes	12	XI, 3
- -	12	XI, 2, 3, 4

Für den M. trapezius der Primaten kommen drei Segmente in Betracht: C_2, C_3 und C_4; für den Menschen wird angegeben

$C_{3,4}$ } Ruge
$C_{2,3,4}$ }

C_2 } Eisler
$C_{3,4}$ }

$C_{3,4}$ Merkel

C_3 und $_4$ ohne XI. wird von Curnow beschrieben (nach Eisler S. 353); ebenso berichtet Kohlbrugge (1897, S. 50). Cervicaläste verbinden sich stets mit dem N. accessorius, doch laufen sie in einigen Fällen noch außerdem selbständig zum M. trapezius. Bei einem

Cebus apella wurde der Trapezius durch N. XI. und die mit ihm verbundenen C_3 und C_4 innerviert; daneben erhielt der Muskel noch einen besonderen Ast des C_3. Auch bei *Hylobates* (2 Fälle) gab der C_4 einen Ast an den Accessorius und einen sehr starken direkt an den Muskel. Ähnlich berichtet Merkel f. d. Menschen (1905, S. 11).

3. M. omo-cervicalis.

Tabelle 3.

Omo-cervicalis	Innervation aus C	Ansatz
Nycticebus tardigradus	3	Acromion
Lemur macaco	4	-
- -	3, 4	-
Cebus apella	2, 3	-
- *flavus*	3, 4	Spina scap. + Acrom.
Ateles ater	3	a) Pars acrom. claviculae b) Acromion
Cynocephalus babuin	4	Spina scap. + Acrom.
Macacus maurus	3, 4	- - - -
Cercopithecus patas	2, 3	- - - -
Hylobates syndactylus	3	Pars acrom. claviculae
- -	3, 4	- - -
- -	3, 4	Ligam. cleido-angulare[1]
- -	4	- - - + Acrom. + Pars acrom. cl.
Simia satyrus	3	Pars acrom. claviculae
Anthropopithecus troglodytes	3	- - -
- -	3, 4	- - -

Der M. omo-cervicalis, der allen Primaten eigen ist und beim Menschen etwa in 2% der Fälle als Varietät vorkommt, bezieht in den meisten Fällen Äste aus dem C_3 und dem C_4; in zwei Fällen, bei einem *Cebus apella* und einem *Cercopithecus* wurde neben dem C_3 auch noch der C_2 vorgefunden. Bolk und Kohlbrugge geben C_3 und C_4 an.

Bemerkenswert sind die Lagebeziehungen des Muskels zu den den M. trapezius und den M. levator scapulae versorgenden Nerven. Er wird entweder von den Nerven durchbohrt oder sie laufen ventral und dorsal von ihm und schließen ihn so in ihre Bahn ein, so z. B.:

Nycticebus tardigr.:	N. XI. und C_2	ventral vom Muskel
Lemur macaco:	N. XI.	durchbohrt ihn
- -	C_3	- -

[1] Siehe S. 378 Fig. 18 u. 19.

Cebus apella:	N. XI.	ventral vom Muskel
	C_3 u. C_4	dorsal - -
Cebus flavus:	N. XI. und C_2	ventral - -
	C_4 f. d. Levator	dorsal - -
	C_5 - - Serratus	- - -
Ateles ater:	N. XI. u. C_2, C_4	dorsal - -
Macacus maurus:	C_4	durchbohrt ihn
Cercopithecus patas:	C_2	dorsal von ihm
	N. XI. u. C_3	ventral vom Muskel
Hylobates syndact.:	C_3	durchbohrt ihn
Anthropopithec. trogl.:	C_3	- -
	C_3	ventral vom Muskel
- -	N. XI.	- - -
	C_3	- - -
	C_3	durchbohrt den Muskel
	C_4	dorsal vom Muskel

Der M. omo-cervicalis ist also in den meisten Fällen von den zum Trapezius ziehenden Nervenästen umschlossen; in einem Falle (*Cebus flavus*) liefen zwei Äste des C_4 für den Levator ventral vom Omo-cervicalis und ein Ast des C_4 für die craniale Portion des Serratus dorsal.

4. M. levator scapulae.

Tabelle 4.

Levator	Innervation aus C	Mit Serrat. ant. verbunden	Ursprung vom Halswirbel	Anzahl der Zacken
Nycticebus tardigradus	4, 5	—	1—4	4
Lemur macaco	4, 5	+	2—3	2
- -	4, 5	+	2—3	2
Cebus apella	3	+	1	1
- *flavus*	4	+	2—3	2
- -	4	—	2—3	2
Ateles ater	4	+	1, 3, 4	3
Cynocephalus babuin	4	—	1—3	3
Macacus maurus	3, 4	+	1—2	2
Cercopithecus patas	3, 4	—	1—3	3
Hylobates syndactylus	4	—	1—3	3
- -	3, 4	—	1—3	3
- -	3, 4	—	1—3	3
Simia satyrus	3, 4	—	1—4	4
Anthropopithecus troglodytes	4	—	1—3	3
- -	3, 4	—	1—3	3
- -	—	—	1—3	3

5. M. rhomboides.

Tabelle 5.

Rhomboides	Innervation aus C	Reicht cranial bis zum Occipitale	Reicht caudal bis zum B.W.	Getrennt in Rh. maior und minor
Nycticebus tardigradus	5, 6	—	5	—
Lemur macaco	4, 5, 6	+	5	—
- -	4, 5	+	5	—
Cebus apella	4	+	6	—
Ateles ater	5	+	7	—
Cynocephalus babuin	4	+	4	—
Macacus maurus	3, 4, 5	+	7	—
Cercopithecus patas	3, 4, 5	+	5	—
Hylobates syndactylus	5	—	8	—
- -	4, 5	—	8	—
- -	4, 5	—	7	+
- -	4	—	8	—
Simia satyrus	4, 5	+	7	—
Anthropopithecus troglodytes	3, 4	—	8	—
- -	4, 5	—	7	—
- -	—	—	7	—

6. Serratus anticus.

Tabelle 6.

Serratus anticus	Wirbelursprung	Rippenursprung	Cervicalnerven für die Pars cranialis	Cervicalnerven für den Thoracicus longus
Nycticebus tardigradus	—	1—10	5, 6	6, 7, 8
Lemur macaco	5, 6	1—9	5, 6	6, 7
- -	5, 6	1—10	5, 6	6, 7
Cebus apella	1—7	1—12	3, 4	5, 6
Ateles ater	6, 7	1—10	5	6, 7
Cynocephalus babuin	5—7	1—10	4, 5	6, 7, 8
Macacus maurus	1—7	1—9	3, 4, 5	6, 7
Cercopithecus patas	5—7	1—8	3, 4, 5	5, 6, 7
Hylobates syndactylus	—	1—11	5, 6	7
- -	7	1—10	5	6, 7
- -	—	1—10	5	6, 7
Simia satyrus	—	1—10	6, 7	7, 8
Anthropopithecus troglodytes	—	1—10	5	6, 7
- -	—	1—12	5	6, 7
- -	—	1—11	—	—

Aus diesen drei Tabellen 4, 5 und 6 ist die bei den einzelnen Individuen vorgefundene Innervation der drei Muskeln zu ersehen. Wie aus der Nervenversorgung hervorgeht, gehört diese Muskelgruppe in ihrer Gesamtheit denselben Halsmyomeren zu, wobei nur die Verteilung des Materials der Myomeren an die einzelnen Individuen dieser Muskelgruppe gewissen Schwankungen unterworfen ist, indem

1. der Levator und der Rhomboides oder
2. der Rhomboides und der Serratus oder
3. alle drei Muskeln zusammen

aus ein und demselben Segment Nerven beziehen können.

Besonders hervorzuheben ist hierbei das Verhalten der den Rhomboides und die Pars cranialis des Serratus innervierenden Äste der Cervicalnerven (s. Fig. 22, 33, 35, 36, 37).

Über das Verhalten der aufeinander folgenden Halsnerven bei der Versorgung dieser Muskelgruppe gibt die nachfolgende Tabelle 7 Aufschluß.

Zu der Tabelle 7 ist zu bemerken: Der beim Serratus ant. angeführte C_3 wurde nur in den Fällen konstatiert, in denen der Serratus sehr weit cranial reichte oder überhaupt die ganze Halswirbelsäule in Anspruch nahm, wie es beim *Cebus apella* und *Macacus maurus* vorgefunden wurde; es sei hier auf die weiter unten folgende schematische Darstellung des Ursprunges des Levator und des Serratus ant. (Fig. 46) verwiesen. Bei dem genannten *Cebus* und *Macacus* versorgte dieser Halsnerv die erste, vom Atlas kommende Zacke, bei dem Macacen kam noch der C_4 für die zweite Zacke hinzu; es wurden daher in der ersten Reihe (Levator) diese Segmentbezüge ebenfalls angeführt (siehe S. 381 und S. 382).

In zwei Fällen bezogen alle drei Muskeln Nerven aus C_3, in drei Fällen aus C_4 und in drei aus C_5. Der fünfte Halsnerv gehört auch beim Menschen manchmal allen drei Muskeln, wie es der Fall 7—9 bei Ruge (1908, S. 136) darstellen. —

Bezüglich der Innervation der einzelnen Muskeln dieser Gruppe wäre noch hinzuzufügen: 1. Levator scapulae. Einen einzigen Fall ausgenommen — *Cebus apella* — war stets das vierte Halssegment beteiligt, während C_2 fehlte. Sehr ähnlich sind die in der Literatur befindlichen Angaben, die hier nach der Zusammenstellung von Eisler 1912, S. 373) folgen:

Prosimier	4, 5 oder 4—6	Bolk
Semnopithecus	3, 4	Kohlbrugge
Hylobates	4	-

Tabelle 7.

Die segmentale Versorgung des Levator, Rhomboides und Serratus bei den Primaten.

	Nycticebus tardigradus	*Lemur maccaco*	*Lemur maccaco*	*Cebus apella*	*Ateles ater*	*Cynocephalus babuin*	*Macacus nemrus*	*Cercopithecus patas*	*Hylobates syndactylus*	*Hylobates syndactylus*	*Hylobates syndactylus*	*Simia satyrus*	*Anthropopithecus troglodytes*	*Anthropopithecus troglodytes*
Levator . .	4, 5	4, 5	4, 5	3	4	4	3, 4	3, 4	4	3, 4	3, 4	3, 4	4	3, 4
Rhomboides	5, 6	4, 5, 6	4, 5	4	5	4	3, 4, 5	3, 4, 5	5	4, 5	4, 5	4, 5	3, 4	4, 5
Serrat. ant..	5, 6, 7, 8	5, 6, 7	5, 6, 7	3, 4, 5, 6	5, 6, 7	4, 5, 6, 7, 8	3, 4, 5, 6, 7	3, 4, 5, 6, 7	5, 6, 7	5, 6, 7	5, 6, 7	6, 7, 8	5, 6, 7	5, 6, 7

Zum Vergleiche folgt hier die Tabelle von RUGE (1908) über die Verhältnisse beim Menschen:

Tabelle 8.

Die segmentale Versorgung des Levator, Rhomboides und Serratus beim Menschen (nach RUGE 1908).

Fall:	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
Levator	2, 3, 4	2, 3	3, 4	3, 4	3, 4	3, 4	3, 4, 5	3, 4, 5	4, 5
Rhomboides . .	4, 5	3, 4	4, 5	5	5	4	4, 5	5	5
Serrat. ant. . .	5, 6	4, 5, 6	5, 6, 7	5, 6, 7	5, 6	6	5, 6	5, 6	5, 6, 7, 8

Orang	4, 5	Bolk
Schimpanse	4, 5	-
-	4	Chapman Hepburn
Gorilla	3, 4	Eisler
Mensch	2—5	Gegenbaur, Ruge
-	3—5	Quain
-	4—5	Merkel

2. Rhomboides: Bei den untersuchten Primaten erhielt der Muskel aus vier Segmenten Nerven, nämlich C_3—C_6. P. Eisler (S. 379) erwähnt, daß im Dorsalis scapulae ständig Nerven des C_5 enthalten seien, daneben auch 4, 6 (Bolk). In einigen Fällen fehlte der C_5, soweit ein Dorsalis scapulae überhaupt vorhanden war und der Muskel nicht direkt serial aus dem Plexus cervico-brachialis versorgt wurde. Auf die nahen Beziehungen der Pars cranialis wurde bereits hingewiesen; diese Fälle wurden oben S. 381, 385, 393, 394 genauer beschrieben. —

Für die Primaten werden folgende Segmente angegeben:

Prosimier	C_4	Bolk
Cynocephalus	4	-
-	3	Chapman
Macacus	5, 6	Brooks
Semnopithecus	5	Kohlbrugge
Hylobates	4, 5	-
-	5	-
Orang	5	Hepburn
-	4, 5	Westling
Schimpanse	4	Hepburn
-	5	Chapman
Gorilla	4	Hepburn
-	4—5	Eisler
	4	Eisler
	(3, 4)	Eisler
Mensch	3—5	Ruge

3. Serratus ant. Soweit bei den untersuchten Primaten eine selbständige Pars cranialis nachgewiesen werden konnte, wurde auch stets eine gesonderte Innervation dieses Muskelteiles vorgefunden. Auch in den Fällen, in denen diese Pars cranialis als eine vom Hauptmuskel getrennte Portion nicht vorhanden gewesen ist, wurden

doch die cranialen Teile des Gesamtmuskels durch besondere Cervicalnerven, also ohne Vermittlung des Thoracicus longus, versorgt. Ein von Kohlbrugge erwähnter Fall (siehe S. 397) einer Verbindung des Thoracicus longus mit dem Thoracicus posterior wurde nicht beobachtet. Entsprechend der großen Ausdehnung dieses Muskels von den ersten Halswirbeln bis zu den letzten Rippen ist die Versorgung aus mehreren Segmenten sehr häufig gewesen:

C_3—C_6
C_3—C_7
C_4—C_8
C_5—C_7
C_5—C_8
C_6—C_8

Nachfolgende Angaben finden sich in der Literatur (zum Teil nach Kohlbrugge):

Prosimier	C_6—C_8	Bolk
	C_6—C_7	Bolk
Cynocephalus	C_6—C_8	Bolk
	C_6—C_7	Chapman
Macacus	C_6—C_7	Brooks
Semnopithecus	C_5—C_6	Kohlbrugge
	C_5—C_7	Kohlbrugge
	C_5—C_8	Kohlbrugge
Hylobates	C_5—C_7	Kohlbrugge
Orang	C_5—C_6	Westling
	C_5—C_6	Hepburn
Schimpanse	C_5—C_6	Chapman
	C_4—C_6	Hepburn
Gorilla	C_4—C_6	Eisler
	C_5—C_6	Hepburn
Mensch	$C_{5, 6, 8}$	Wichmann
	$C_{5, 6, 7}$	Bolk
	$C_{5, 6, 7, 8}$	Schumacher
	C_4—C_8	Ruge[1]

Die nebenstehende Tabelle 9 bringt eine Übersicht der gesamten an der Versorgung der beschriebenen Muskeln beteiligten Halsnerven nach den bei den einzelnen untersuchten Individuen beobachteten

[1] Siehe Tabelle 8.

Zuständen. Wo in der ersten Reihe — M. st.-cl.-m. — eine Angabe fehlt, wurde der Muskel bloß durch den N. accessorius innerviert.

Tabelle 9.

Die bei der Innervation des St.-cl.-m., trapezius, omo-cervicalis, Levator scapulae, Rhomboides, Serratus ant. beteiligten Halsnerven.

Species	Cervicaläste für den: M. st.-cl.-m.	M. trapezius	M. omo-cervicalis	M. levator scapulae	M. rhomboideus	M. serrat. ant. Pars cranialis	M. serrat. ant. Pars caudalis
Nycticebus tardigradus	2	2, 4	3	4, 5	5, 6	5, 6	6, 7, 8
Lemur macaco	2, 3	4	4	4, 5	4, 5, 6	5, 6	6, 7
- -	2	3, 4	3, 4	4, 5	4, 5	5, 6	6, 7
Cebus apella	2	3, 4	2, 3	3	4	3, 4	5, 6
Ateles ater	2	2, 4	3	4	5	5	6, 7
Cynocephalus babuin	—	3	4	4	4	4, 5	6, 7, 8
Macacus maurus	3	4	3, 4	3, 4	3, 4, 5	3, 4, 5	6, 7
Cercopithecus patas	2	2, 3	2, 3	3, 4	3, 4, 5	3, 4, 5	5, 6, 7
Hylobates syndactylus	3	3, 4	3	4	5	5, 6	7
- -	2	2, 3	3, 4	3, 4	4, 5	5	6, 7
- -	2	3, 4	3, 4	3, 4	4. 5	5	6, 7
Simia satyrus	—	3	3	3, 4	4, 5	6, 7	7, 8
Anthropopithecus troglodytes	2	3	3	4	3, 4	5	6, 7
- -	—	2, 3, 4	3, 4	3, 4	4, 5	5	6, 7

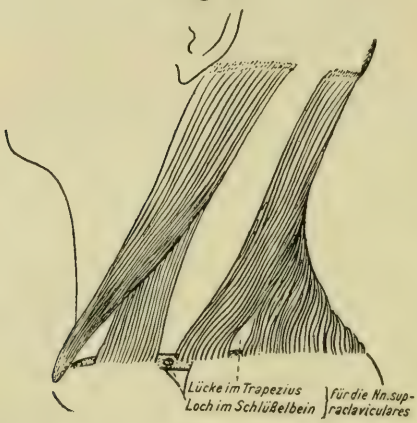
IV. Morphologie.

a) Die Gruppe Sterno-cleido-mastoideus, Trapezius und Omo-cervicalis.

Der M. st.-cl.-m. und der M. trapezius gehören genetisch zusammen; sie sind die Abkömmlinge einer gemeinsamen Anlage, in der sowohl Material des Kopfmesoderms als auch einiger Halsmyotome ([1], 2—4) enthalten sind. Der Zusammenhang kann ein tatsächlicher sein, wie z. B. beim *Nycticebus*, oder nur ein erschlossener, d. h. durch den Hinweis der gleichsinnigen Innervation. Zwischen diesen beiden Zuständen können die verschiedensten Übergänge auf die genetische Einheitlichkeit hinweisen. So kann der distale Teil des Trapezius dem des St.-cl.-m. sehr stark genähert sein, oder umgekehrt es kann der proximale Anheftungsort bloß vom St.-cl.-m. eingenommen werden. Darin ist die große Variabilität der clavicularen und occipitalen Grenzen des Trapezius beim Menschen zu suchen. In den Fällen, in denen der Trapezius und der St.-cl.-m.

sehr nahe aneinander befestigt sind, finden die supraclavicularen Nerven ihren Weg durch besondere Lücken oder Spalten in dem benachbarten M. trapezius selbst, wie es z. B. in der Fig. 43 dargestellt ist; der mittlere Zweig der Supraclavicularnerven lief in einem besonderen Kanal durch das Schlüsselbein. Bemerkenswert ist der Verlauf dieser Nerven bei einem *Lemur macaco*, bei dem die gesamten Nn. supraclaviculares unter der Clavicula zogen (Fig. 2); bei einem *Anthropopithecus trogl.* benutzte der N. supraclavicularis post. eine Lücke im Trapezius zum Durchtritt (Fig. 9). Wenn der claviculare Ansatz des Trapezius dem St.-cl.-m. sehr stark genähert ist, so besteht manchmal für die Nn. supraclaviculares eine besondere Sehnenbrücke im Ansatzteile des Trapezius (siehe Fig. 44).

Fig. 43.



Lücke im M. trapezius und Loch im Schlüsselbein für den Durchtritt der Nn. supraclaviculares. Präpariersaal Zürich.

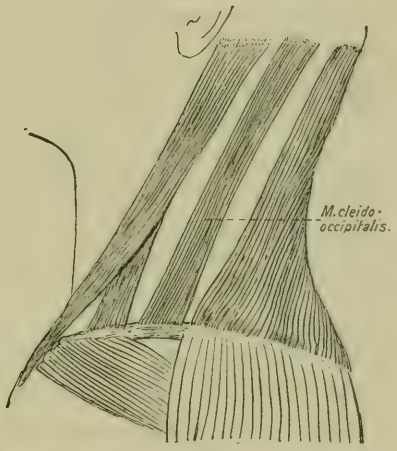
Wenn die beiden Muskelgenossen am Occipitale und an der Clavicula ganz voneinander getrennt sind, so kann ein selbständiger M. cleido-occipitalis die Lücke ausfüllen und die Verbindung herstellen (Fig. 45). Dieser Muskel gehört anscheinend in eine Schicht mit dem aus cervicalen Elementen aufgebauten Teile des Trapezius und der Clavicularportion des St.-cl.-m. Nach dem Verlaufe des Accessorius zwischen den zwei Muskelköpfen, dem häufigen Fehlen der Cervicaläste bei der Innervation des Sternalkopfes und der nicht seltenen selbständigen Insertion des Clavicularkopfes kann angenommen werden, daß zwischen der Sternalportion des St.-cl.-m. und dem Trapezius ein engerer genetischer Zusammenhang besteht, während die Clavicularportion des St.-cl.-m., der Cleido-occipitalis und der Omo-cervicalis die genetisch erst sekundär zu dem Kopfmesodermmaterial hinzugetretenen Elemente der Cervicalmyomeren repräsentieren. Hierbei wäre die Clavicularportion und mit ihr der Cleido-occipitalis als der Abkömmling der obersten und der Omocervicalis als der Abkömmling der tiefsten Schicht der diesen Muskeln gemeinsam zufallenden Anteile der Cervicalmyotome zu betrachten.

Der Omo-cervicalis, der enge Lagebeziehungen zum Trapezius aufweist und dem 2.—4. Cervicalsegment gehört, kommt beim Menschen als selbständiger Muskel in der Regel nicht vor. Nach dem Verhalten der den Trapezius und Levator versorgenden Nerven zu dem M. omo-cervicalis ist anzunehmen, daß er beim Menschen dem Bestande cervicaler Elemente des Trapezius einverleibt wurde. Die in der Tabelle 9 enthaltenen Angaben weisen auf die nahen segmentalen Beziehungen dieses Muskels zu dem Levator, zum Rhomboides und zu der cranialen Partie des Serratus anticus.

Fig. 44.

Ansatz des M. trapezius an der Clavicula. Der M. trapezius bildet einen Sehnenbogen, unter dem die Nn. supraclaviculares hindurchtreten. Präpariersaal Zürich.

Fig. 45.



M. cleido-occipitalis b. Menschen. Präpariersaal Zürich.

Nach dem in den vorhergehenden Zeilen Gesagten kann wohl gefolgert werden, daß diese ganze Gruppe truncozonaler Muskeln: St.-cl.-m., Cleido-occipitalis, Trapezius und Omo-cervicalis, die das 2.—4. Halsmyotom in Anspruch nehmen, einen doppelten, jedoch gemeinschaftlichen Ursprung haben, wie dies Bolk bereits in seinen Studien zur segmentalen Differenzierung des menschlichen Rumpfes dargetan hat (1897, S. 522). Der M. st.-cl.-m. und der Trapezius hängen durch ihre Anteilnahme an Kopfmyomeren genetisch zusammen und sind durch die Einschließung cervicaler Rumpfmyomeren wiederum mit dem Omo-cervicalis in Verbindung. Durch diesen

Muskel wird es möglich, was bereits oben angedeutet wurde, den Trapezius und damit auch den St.-cl.-m. morphologisch in dieselbe Schicht mit dem Levator, Rhomboides und der Pars cranialis des Serratus zu bringen (siehe P. Eisler 1912, S. 247).

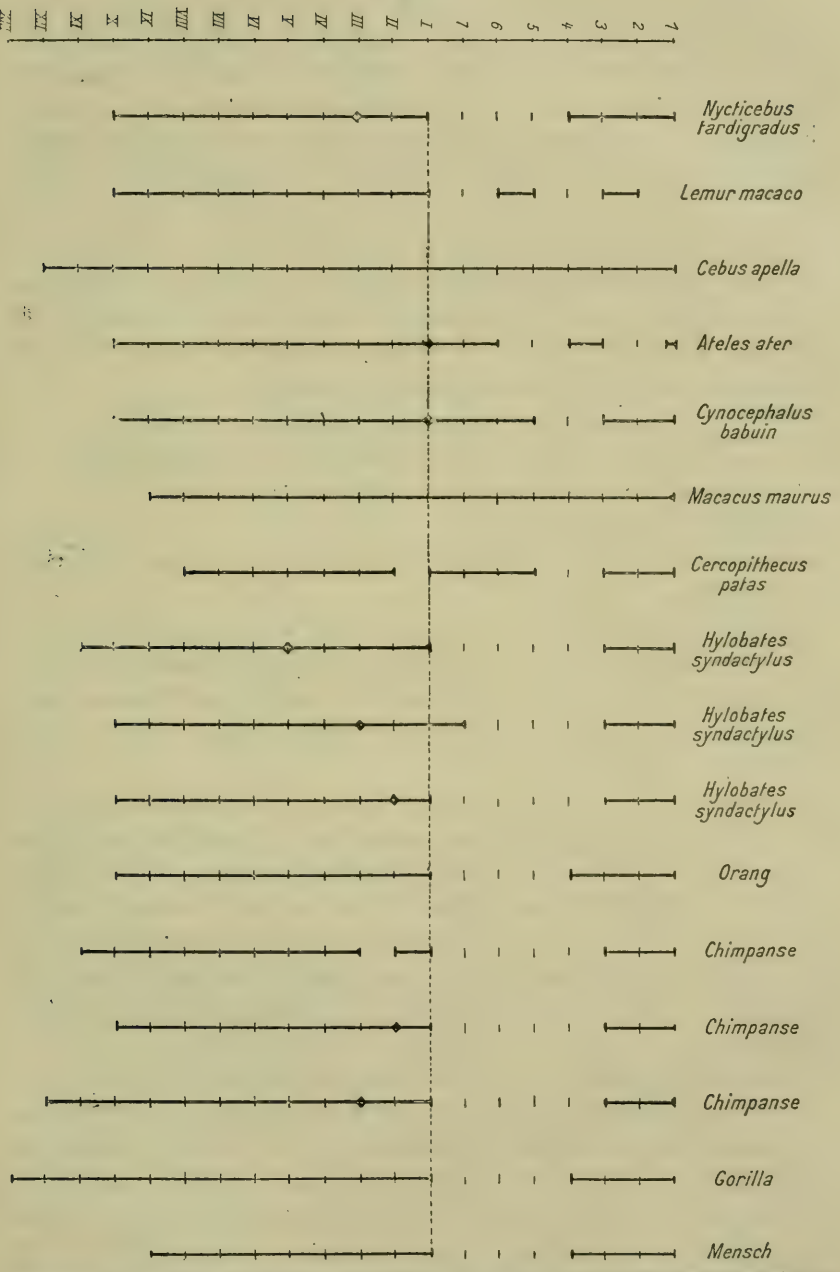
b) Die Gruppe Levator-Rhomboides-Serratus ant.

Diese drei truncozonalen Muskeln sind aus dem Material des [2.] 3.—7. [8.] cervicalen Myomers aufgebaut und zwar gehört vorwiegend

der M. levator scapulae	dem IV.	Myotom
der M. rhomboides	dem V.	-
die Pars cranialis serrati	dem V.	-
die Pars caudalis serrati	dem VI. u. VII.	-

Wie die nachfolgende schematische Darstellung zeigt (Fig. 46), ist der einheitliche Muskel Levator-Serratus bei den niederen Affen und Halbaffen vom Halse über den Thorax ausgebreitet. Erst bei den Hylobatiden, den Anthropoiden und dem Menschen tritt eine vollständige Trennung dieser zwei Partien einer ursprünglich zusammengehörenden Muskelplatte ein und die verschiedenen Varietäten des Levators und des Serratus beim Menschen geben die Andeutungen für diesen früheren Zustand (Ruge 1908, I. Bd. S. 204). Die Serratuspartie selbst, d. h. die Partie des Muskels mit ihren Ursprüngen von Wirbeln und von Rippen mit Anschluß der Levatorpartie — das sind die ersten drei bis vier Zacken — ist jedoch nicht ganz einheitlich, wie der oft kontinuierliche Ursprung (z. B. *Cebus apella*, *Macacus maurus*) anzeigen würde. Während für den Menschen anatomisch zumeist drei Partien angegeben werden, kann nach dem Verhalten der den Muskel versorgenden Nerven des Plexus cervico-brachialis und nach den Segmentbezügen des N. thoracicus longus morphologisch nur eine Zweiteilung angegeben werden, die den Muskel in eine der Hauptsache nach von den Wirbeln entspringende Pars cranialis und in eine vorwiegend von den Rippen entspringende Pars caudalis trennt. Diese Zweiteilung wird nicht nur durch die Nervenversorgung, sondern in den meisten Fällen auch durch anatomische Tatsachen, wie gesonderten Ursprung von Wirbeln und von Rippen und geteilten Ansatz an der Scapula bezeugt. Solche Befunde wurden bereits oben (Kapitel Serratus) genau beschrieben und auf den Fig. 33—42 zur Darstellung gebracht. In dem Schema Fig. 46 wurde die Grenze der zwei Partien des Serratus durch ein besonderes Zeichen angegeben.

Fig. 46.



Schematische Darstellung des Ursprunges des M. levator scapulae und des M. serratus anticus von den Halswirbeln und Rippen. ◆ Grenze zwischen der Pars cranialis und der Pars caudalis des Serratus.

In den Fällen, in denen der ganze Serratus einheitlich war, wie z. B. beim Orang (Fig. 41) ist man natürlich nicht imstande, die Grenzen dieser zwei Teile genau anzugeben, wenn sie auch durch die besondere Innervation der cranialen Randpartien angedeutet werden. In einem anatomisch einheitlichen Muskel ist es jedoch überhaupt nicht möglich, die Gebiete der einzelnen Segmente streng voneinanderzuhalten, worauf besonders von Schumacher (1908, S. 24) hingewiesen hat. Es können eben die Grenzen der einzelnen Myotome nicht gezogen werden, weil die Grenzgebiete der einzelnen Myotome den beiden angrenzenden Segmenten zufallen. Somit kann gesagt werden, daß die Pars cranialis serrati in der Hauptsache aus dem Material des V. Myotoms gebildet ist und die Pars caudalis vornehmlich dem VI. und VII. Myotom entstammt.

Für den Serratus des Menschen hat Bolk nachgewiesen, daß »die Elemente des V. Myotoms sich nur bis zur Ursprungszacke von der III. Rippe caudal erstrecken« (1898, S. 99). Bolk gibt weiters an (1895, S. 375):

die proximalen Zacken des Serrat. ant. entstammen dem V. Myomer
- mittleren - - - - - - VI. -
- distalen - - - - - - VII. -

Die proximalen Zacken würden unserer Pars cranialis, die mittleren und distalen unserer Pars caudalis entsprechen (Serratus anticus minor und Serratus anticus maior nach Livini, s. Eisler 1912, S. 496).

Auch v. Schumacher (1908, S. 36) sagt: »Die 5-Fasern beteiligen sich nur an der Versorgung der oberen Zacken und sind am reichlichsten in der ersten und zweiten Zacke vertreten. Die 6-Fasern breiten sich über den ganzen Muskel aus, es muß demnach auch in der ganzen Höhe des Muskels Material des VI. Myotoms zu finden sein. Allerdings beziehen die obersten Zacken weniger 6-Fasern als die unteren. Etwa oberhalb der Mitte des Muskels beginnt die Beimengung von 7-Fasern, die weiter nach abwärts an Menge zunehmen, und schließlich finden wir in dem einen der Endäste auch 8-Fasern.«

Die Pars cranialis serrati, die also vorwiegend dem V. Myotom entstammt (daneben kommen noch das III., IV. und VI. Myotom in Betracht) ist durch den Verlauf der sie und den Rhomboides versorgenden Nerven eng an diesen Muskel geknüpft, wobei sich außerdem Verbindungen zu dem Levator ergeben. Aus den Fig. 33, 35, 36 und 37 ist der intramuskuläre Verlauf dieser Nerven zu ersehen, die einerseits die Pars cranialis serrati und andererseits den Rhom-

Tabelle 10.

Segment 2	3	4	5	6	7	8
St.-cl.-m.	St.-cl.-m.					
Trapezius	**Trapezius**	Trapezius				
Omo-cervicalis	**Omo-cervicalis**	Omo-cervicalis				
	Levator	**Levator**	Levator			
	Rhomboides	Rhomboides	**Rhomboides**	Rhomboides		
	Pars cranialis serrati	Pars cranialis serrati	**Pars cranialis serrati**	Pars cranialis serrati		
				Pars caudalis serrati	**Pars caudalis serrati**	Pars caudalis serrati

Eine Zusammenstellung für den Menschen entnehme ich den Arbeiten von Bolk:

Tabelle 11.

Segmente:	2	3	4	5	6	7	8
St.-cl.-m.	+						
Trapezius	+	+	+				
Levator		+	+				
Rhomboides				+	+		
Serratus ant.				+	+	+	

boides innervieren. Von Wichtigkeit ist hier eine Bemerkung von Eisler (S. 379): »Als Variation beobachtete ich den Durchtritt eines Rhomboid-Nervenzweiges aus C_5, der sich dem N. thoracicus longus eine Strecke weit angeschlossen hatte, durch das scapulare Ende der cranialen Portion des Serratus ant.«

Der M. rhomboides, der bei den meisten Affen und Halbaffen auch occipitale Ursprünge aufweist, entbehrt beim Menschen in der Regel dieser Kopfursprünge, die nur als Variation (M. occipito-scapularis) diesen ursprünglichen Zustand andeuten. Er zeigt nahe segmentale Beziehungen einerseits zum Levator und zur Pars cranialis serrati und andererseits zum Omo-cervicalis und Trapezius. Für diese letztere Annahme sprechen nicht nur die segmentalen Bezüge, sondern auch die topographischen Verhältnisse, der gemeinsame Ursprung an der Wirbelsäule und der gemeinsame Ansatz an der Scapula (siehe auch Bolk 1897, S. 524).

Die Pars cranialis serrati enthält nach dem Gesagten Elemente, die auch dem Rhomboides zukommen, während die Pars caudalis einen selbständigen Teil bildet und vorwiegend dem VI. und VII. Halsmyotom entstammt. Dadurch erklärt sich auch der lange Verlauf des N. thoracicus longus, der von seinem Ursprung zu der Pars caudalis einen weiten Weg nehmen muß, während die Pars cranialis serrati und der Rhomboides zumeist direkt aus den einzelnen Segmenten ihre Nerven beziehen. —

Nach den auf den vorhergehenden Seiten gegebenen Tafeln und dem Gesagten ergibt sich zum Schluß für die untersuchten Primaten die folgende Verteilung der Segmente:

Die Gegenüberstellung vorstehender Tabellen 10 und 11 ergibt sofort den starken Ausfall der oberen Halssegmente bei der Versorgung des Rhomboides und des Serratus beim Menschen. Diese durch die Innervation ausgedrückte Tatsache wird durch die Betrachtung der Ausbildung des Levator und des Serratus bei den Primaten und beim Menschen, wie sie auf der Fig. 46 schematisch zur Darstellung gelangte, verständlich.

Literatur.

1875. Barnard, W. S., Observations on the Membra-Musculation of Simia Satyrus and the Comparative Myology of Man and Apes. Proc. Amer. Assoc. Aug. 1875. p. 112—144.

1870. Bischoff, Beitrag zur Anatomie des Hylobates leuc. Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. X. Abt. III.

1879. —— Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. XIII.

1895. Bolk, Rekonstruktion der Segmentierung der Gliedmaßen-Muskulatur usw. Morph. Jahrb. Bd. XXII.

1896. —— Die Sklerozonie des Humerus. Morph. Jahrb. Bd. XXIII.

1897. —— Die Segmentaldifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Morph. Jahrb. Bd. XXV.

1898. —— Die Segmentaldifferenzierung usw. Morph. Jahrb. Bd. XXVI.

1869. Broca, P., L'ordre des primates. Bull. Paris. 2, IV. 228, 571.

1872. Champneys, The Muscles and Nerves of a Chimpanzee and a Cynocephalus anubis. J. of An. and Phys. VI. 176.

1878. Chapman, H. C., On the Structure of the Gorilla. Proc. of the Acad. for Nat. Sc. of Philadelphia. 1878. p. 385—394.

1880. —— On the Structure of the Orang-Utan. Proc. of the Acad. for Nat. Sc. of Philadelphia. 1880.

1873. Curnow, John, Notes on some irregularities in muscles and nerves. J. of An. and Phys. Vol. VII.

1885. Deniker, Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthrop. Arch. de Zool. expér. 2 Sér. 3. tom. b.

1885. Duvernoy, Des caractères anatomiques des grands singes anthropomorphes. Arch. d. mus. d'hist. nat. Paris. Bd. VIII.

1912. Eisler, P., Die Muskeln des Stammes. Jena, Fischer, 1912.

1895. Fick, Vergl. anat. Studien an einem Orang. Arch. f. Anat. 1895.

1866. Gratiolet et Alix, Recherches sur l'anatomie du troglod. aubryi. Nouv. Arch. du Musée d'hist. nat. t. II.

1867. Haughton, On the muscular anatomy of the Macacus nemestrinus. Proc. of the Ro. Irish Acad. Vol. IX.

1892. Hepburn, The comparative Anatomy of the Muscles and Nerves of the Superior and Inferior Extremities of the Anthropoid Apes. J. of Anat. and Phys. Vol. XXVI.

1890. Kohlbrugge, Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. Webers Zool. Ergebn. einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Leiden. 1890.

1873. Macalister, Muscular Anatomy of the Gorilla. Proc. Ro. Irish Acad. of Sc. Ser. 2. I.

1872. Mivart and Murie, On the Anatomy of Lemuroidea. Transact. of the Zool. Soc. London. Vol. VII.

1867. Pagenstecher, Mensch und Affe. Der Zoolog. Garten. Bd. VIII.

1899. Primrose, The Anatomy of the Orang-Utan. Transact. of the Can'ad. Inst. Vol. VI.

1908. Ruge, Präparierübungen. IV. Auflage. 2 Bde. Leipzig 1908, W. Engelmann.
1910. Schück, Ad., Das Schulterblatt des Menschen und der Anthropoiden. Mittlg. der Anthrop. Ges. Wien 1910.
1912. —— Beiträge zur Myologie der Primaten I. Morph. Jahrb. Bd. XLV.
1908. Schumacher, S. v., Zur Kenntnis der segmentalen Innervation der oberen Extremität des Menschen. Sitzungsber. d. Kais. Ak. d. Wiss., Wien. Bd. CXVII. Abt. III., math. nat. Kl. April 1908.
1884. Sutton, On some points in the Anatomy of the chimpanzee. J. of Anat. and Phys. 1884. p. 66.
1909. Virchow, H., Über die Rückenmuskeln eines Schimpanse. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. III./IV. Heft.
1841. Vrolik, Recherches d'anatomie comp. sur le chimpanzé. 1841.
1900. Wichmann, Die Rückenmarksnerven u. ihre Segmentbezüge. Berlin 1900.

Inhalt.

Seite

I. Die Gruppe Sterno-cleido-mastoideus, Trapezius, Omo-cervicalis.
1. M. sterno-cleido-mastoideus 355
2. M. trapezius 365
3. M. omo-cervicalis 375
II. Die Gruppe Levator, Rhomboides, Serratus.
4. M. levator scapulae 380
5. M. rhomboides 384
6. M. serratus anticus 390
III. Übersicht der Innervation 399
IV. Morphologie
a. die Gruppe Sterno-cleido-mastoideus, Trapezius, Omo-cervicalis . 409
b. die Gruppe Levator scapulae, Rhomboides, Serratus anticus . . . 412
V. Literatur 417

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion (Kiemenfäden und Kiemenspalten) einiger anuren Amphibien.

Von

Gunnar Ekman, Helsingfors.

Mit 85 Figuren im Text.

I. Einleitung.

Die zurzeit vorliegenden Untersuchungen über die Kiemenontogenese der Anamnier enthalten große prinzipielle Kontroversen. Es ist durch die bis jetzt gebrauchte Methode, die deskriptive histologische Analyse, nicht gelungen, klar zu entscheiden, welchen Anteil die verschiedenen Keimblätter, das Ecto-, Ento- und Mesoderm, am Aufbau der Kiemen nehmen. Ganz besonders fehlt uns noch in entwicklungsmechanischem Sinne Auskunft über die wirkliche Bedeutung der verschiedenen Komponenten, die im typischen Entwicklungsgang bei der Kiemenbildung mitbeteiligt zu sein scheinen. Es bestehen auch hier, wie bei der Entwicklung anderer Organe, Probleme, die sicher nur experimentell zu lösen sind. Andererseits dürfen wir erwarten, daß gerade durch die experimentelle Methode neue Fragen entstehen, auf die wir sonst nicht gekommen wären.

Durch die Anregung von Professor H. Braus habe ich die Kiemenbildungsfrage experimentell in Angriff genommen. Als Untersuchungsobjekte wurden Larven von verschiedenen anuren Amphibien benutzt, die bekanntlich zu Transplantationsversuchen sehr geeignet sind. Andere Anamnier, mit Ausnahme von Urodelen, lassen sich wohl nur mit größter Mühe, wenn überhaupt, zu ähnlichen Versuchen verwenden.

Ich war in der Lage, im Juni—August 1911, März—Juli 1912 und März—April 1913 mit außerordentlich reichhaltigem, lebendigem

Material arbeiten zu können. Dadurch habe ich meine Experimente, die nach der Spemannschen Technik ausgeführt sind, oft wiederholen und kontrollieren können. Es ist dies für einen Anfänger auf diesem technisch schwierigen Gebiet ein sehr großer Vorteil, denn der Erfolg ist zum größten Teil von der Geschicklichkeit des Experimentators abhängig. Um meine technische Fertigkeit selbst zu kontrollieren, habe ich noch versucht, einige von Spemanns Linsenexperimenten nachzumachen. Es ist mir dies in sehr vielen Fällen mit positivem Erfolge gelungen, wie ich noch später näher berichten werde.

Meine sämtlichen Untersuchungen sind im Anatomischen Institut zu Heidelberg ausgeführt. Es ist mir eine besondere Pflicht, an dieser Stelle dem Direktor des Instituts, Herrn Professor H. Braus, meinen herzlichsten Dank auszusprechen, nicht nur für die Anregung zu diesen Untersuchungen, sondern auch für seine allzeit durch Rat und Tat gewährte große und freundliche Unterstützung meiner Arbeit!

II. Geschichtliches.

Die folgende kurze Darstellung behandelt hauptsächlich nur die Geschichte der Untersuchungen über die Ontogenie der Anamnierkiemen mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Herkunft des Kiemenepithels. Dagegen wird das ganze Problem über die Phylogenie und Homologie der Kiemen nicht eingehender erörtert, da es auch in der folgenden Untersuchung nur kurz behandelt ist.

Rathke hat 1832 in seiner klassischen Untersuchung über den Kiemenapparat der Wirbeltiere auch beiläufig Angaben über die Herkunft des Kiemenepithels gegeben. In der späteren Literatur wird seine Arbeit in dieser Frage als maßgebend oft angeführt. Es handelt sich aber bei ihm nur um Behauptungen, die genauerer histologischer und embryologischer Begründungen entbehren. Wenn man die Zeit der Entstehung seiner Arbeit berücksichtigt, so wird dies auch leicht verständlich. Für Teleostier (S. 48), Selachier (S. 58) und Cyclostomen (S. 69) gibt er an, daß die Kiemenblätter von einem Gewebe bedeckt sind, das als eine direkte Fortsetzung des Darmkanals angesehen werden kann.

Weiter finden sich bei ihm Angaben darüber, daß die anuren Batrachier erst drei Reihen einfach verzweigte Kiemen bekommen, welche sich von der Oberfläche des Körpers bilden, ehe noch die Kiemenspalten angelegt sind (S. 69—70). Später gehen diese zugrunde

und es entstehen neue, reich verzweigte Kiemen. Die Herkunft des Epithels derselben wird nicht erwähnt.

Von grundlegender Bedeutung für die Frage nach der Herkunft des Epithels der Amphibienkiemen ist die große Monographie über die Entwicklung der Unke von Goette aus dem Jahre 1875. In dieser Arbeit unterscheidet er bei *Bombinator*-Larven (S. 738) zwei Generationen, »äußere Kiemen«, von denen die erste früh zugrunde geht, die zweite sich bis zur Metamorphose erhält. Diese Kiemen stammen aus dem Ectoderm. Nachträglich entstehen noch »innere Kiemen«, die rein entodermal sind. Weiter behauptet Goette in dieser Arbeit, ohne es jedoch näher zu begründen, daß die Fischkiemen auch ectodermale Bildungen sind, und daß nur bei den Cyclostomen entodermale Kiemen bestehen. Daraus schließt er, daß die »inneren« Kiemen der Anuren mit den Kiemen der Cyclostomen homolog sind, die »äußeren« dagegen mit den übrigen Fischkiemen. Später behandelt Goette die Entwicklung der Fischkiemen in Arbeiten von (1888, S. 162) und (1901, S. 573), worin er seine schon 1875 geäußerte Auffassung über ihre Herkunft näher begründet.

Die Behauptung Goettes, daß bei den Anuren außer den ectodermalen noch rein entodermale »innere« Kiemen bestehen, wurde von Boas (1882, S. 546) als unrichtig nachgewiesen. Die als innere Kiemen bezeichneten Bildungen sind keine Respirationsorgane, sondern Siebvorrichtungen, die ganz wenig mit Blut versorgt werden. Diese Auffassung von Boas ist später von anderen Autoren bestätigt worden.

Von Dohrn wurde (1884, S. 140) die Ansicht vertreten, daß die Kiemen hauptsächlich von den Blutgefäßen, also vom Mesoderm, gebildet werden; es sei ziemlich belanglos, ob dabei Ectoderm oder Entoderm als epithelialer Belag in Betracht kommt. Ähnliche Gedanken äußern später auch Bietrix (1895) (nach Oppel 1905, S. 32) und Moroff (1904, S. 210).

Die Ansichten Goettes über die Kiemenontogenese der Anuren, wenn wir von der bereits von Boas (1882) widerlegten Auffassung der Kiemennatur der entodermalen Siebfortsätze absehen, werden von Maurer (1888a, S. 330—332) in einer eingehenden Untersuchung im wesentlichen bestätigt. Nach ihm entstehen bei den Anuren erst »äußere« Kiemen und dann »innere« Kiemen, entsprechend den zwei Formen »äußerer« Kiemen bei Goette. Die ersten atrophieren schnell, die letzteren bleiben das ganze Larvenleben hindurch erhalten. Beide sind ectodermaler Herkunft; doch ist der Sachverhalt bei den inneren

Kiemen schwer mit Sicherheit festzustellen. Von Maurer stammt noch eine verdienstvolle Arbeit (1888b) über die erste Entwicklung der Kiemengefäße der Amphibien. Darin hebt er u. a. hervor, daß die äußeren Kiemen der Anuren homolog mit den Urodelenkiemen sind, wogegen die inneren Anurenkiemen sekundär entstanden sind (S. 204). Die Fischkiemen hält Maurer (S. 207) im Gegensatz zu Goette (1875) für entodermal, sich dabei der alten Auffassung von Rathke anschließend.

Die Arbeit von Naue (1890) über die Kiemenentwicklung bei *Rana* erwähnt nur beiläufig, daß die Kiemen als einfache Ausbuchtungen sich anlegen, an denen die Haut von dem darunter liegenden Gewebe vorgedrängt wird. Genauere Angaben über das Verhalten des Ecto- und Entoderms fehlen. Dasselbe gilt auch für die umfassende Untersuchung über die inneren Kiemen bei *Pelobates fuscus* von F. E. Schulze (1891).

Über die äußeren Kiemen der Anamnier ist von Clemens (1894), hauptsächlich nach Literaturangaben, eine Arbeit erschienen. Der Verfasser geht auch auf die Frage nach der Herkunft des Kiemenepithels ein, obgleich ihm durchweg genauere eigene Untersuchungen hierüber fehlen. Nach ihm (S. 143/144) sind alle »äußeren« Kiemen ectodermal und die »inneren« im großen und ganzen entodermal. Doch wird der Unterschied zwischen beiden Arten von Kiemen sehr kurz besprochen.

Als Hauptargument dafür, daß die »äußeren« Kiemen ectodermal sind, führt der Verfasser an (S. 136), daß sie schon vor dem Durchbruch der Kiemenspalten entwickelt sind.

Gegenbaur baut in seiner vergleichenden Anatomie (1901) seine Darstellung über die Kiemenentwicklung hauptsächlich auf den Angaben von Maurer und Boas auf. Nach ihm (S. 239) haben die Anuren erst rein ectodermale »äußere« Kiemen und diesen folgen »innere« Kiemen, welche — »nur das Produkt einer Fortsetzung desselben Vorganges darstellen, durch welchen die äußeren Kiemen sich bildeten«. Weiter nimmt er an: »wahrscheinlich besteht auch bei den sog. inneren Kiemen keine entodermale Beteiligung«. Auf Grund dieser Annahmen stellt Gegenbaur (S. 242) die Theorie auf, daß die Amphibienkiemen mit den Fischkiemen nicht homolog seien, weil diese entodermaler Herkunft sind (nach Rathke) und daß jene deshalb sekundäre Bildungen darstellen. Die Ansicht Goettes (1875) über die ectodermale Herkunft der Fischkiemen wird nicht berücksichtigt.

Von Moroff (1902, 1904) ist die Ontogenese der Fischkiemen gründlich untersucht worden. Er neigt (1904, S. 190) mit Goette zu der Ansicht, daß wir es bei den Selachiern und Teleostiern mit ectodermalen, bei den Cyclostomen mit entodermalen Bildungen zu tun haben. Nach seinen Untersuchungen sind bei den Teleostiern die entodermalen Kiementaschen sehr schwach ausgebildet. An der Auskleidung der Kiemenspalten beteiligt sich hauptsächlich das Ectoderm. Auch bei den Selachiern (1904, S. 204), die gut ausgebildete Schlundtaschen haben, dringt das Ectoderm in diese tief hinein. Moroff (1904, S. 210) diskutiert noch die Frage, welche Gewebe des Kiemenbogens am Wachstum der Kiemenfäden sich am meisten aktiv beteiligen. Mit Goette will er dem Ectoderm der Selachier eine ebenso große Rolle wie dem Mesoderm mit seinen Gefäßen zuschreiben. Bei den Teleostiern glaubt er dagegen die Hauptrolle bei den Blutgefäßen suchen zu müssen. Er meint, diese treiben das Ectoderm warzenförmig hervor. Moroff (1904, S. 210) bemerkt über die Kiemenbildung im allgemeinen u. a. folgendes: »Daher ist die Möglichkeit, daß einmal das Ectoderm, ein anderes Mal das Entoderm für die Ausbildung der Kiemenblättchen zur Verwendung kommen, eine bereits von Dohrn geäußerte Ansicht, nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, und ich glaube, daß eine unansehnliche Veränderung in Form von Wachstumsverschiebungen doch vor sich geht und wahrscheinlich bei den Kiemen der Urfische, bei denen der Atmungsapparat viel einfacher gebaut gewesen ist, in stärkerem Maße«.

J. Graham Kerr (1905, S. 196) findet, daß die äußeren Kiemen der Dipnoer, und dasselbe betrifft nach ihm auch die Urodelen, ectodermale Bildungen sind. Sie werden am dorsalen Ende der Kiemenbogen angelegt, bevor die Kiemenspalten noch durchgebrochen sind. Über die Beziehung dieser Kiemen zum Entoderm berichtet er: »The hypoblastic walls of the gill outgrowths of the pharyngeal wall are sharply distinguishable from the ectoderm by their cells being packed with large yolk granules. There can be no possibility of hypoblast entering in any way into the formation of the external gills, which are purely dermal outgrowths covered with ectoderm.«

Eine durchaus neue Auffassung über die Kiemenontogenese vertritt Greil (1905b, 1906a). Er will in der ganzen Anamnierreihe die große Beteiligung des Entoderms an der Kiemenbildung festgestellt haben und wendet sich besonders (1906a, S. 269) gegen Gegenbaurs Theorie von der sekundären Beschaffenheit der Amphibien-

kiemen im Vergleich mit den Fischkiemen. Greil findet sowohl bei Fischen wie Amphibien, daß die entodermalen Schlundfalten Zellen unter das Ectoderm vorschieben, gerade da, wo die Kiemenanlagen als kleine Vorwölbungen der Haut entstehen. Diese entodermalen Zellen bilden eine feste Schicht, die die Sinnesschicht des Ectoderms verdrängt. Deshalb, sagt Greil (1906a, S. 268), »nimmt das Ectoderm am Aufbau der Kiemen einen ganz geringen Anteil; die an sich entodermalen Kiemen werden von einer ectodermalen Deckschicht überkleidet und das Ectoderm spielt bei der Kiemenbildung eine mehr passive Rolle«.

Später hat Greil (1908) in seiner *Ceratodus*-Monographie Tafeln über die Kiemenontogenese bei *Ceratodus* und *Triton* veröffentlicht. Leider fehlt noch der Text zum zweiten Teil dieser Arbeit, wo diese Frage näher behandelt werden soll. Ich glaube doch annehmen zu können, daß er auch hier seine bereits 1905 und 1906 geäußerte Auffassung über den großen Anteil des Entoderms am Aufbau der Kiemen weiter begründen will. Dafür spricht auch eine kurze Andeutung (1912, S. 364) in einer anderen jüngst erschienenen Arbeit[1].

Marcus (1908) hat sich mit der Frage nach der Herkunft des Kiemenepithels gründlich auseinandergesetzt. Seine Untersuchungen, welche die Gymnophionen (*Hypogeophis*) betreffen, erstrecken sich aber auch auf solche Anuren, welche Greil als Material benutzte. Marcus (S. 706) erkennt die Ansicht Greils über die Beteiligung des Entoderms an der Kiemenbildung der Amphibien nicht als richtig an. Er ist vor allem anderer Ansicht als Greil über die Möglichkeit, Ecto- und Entoderm unterscheiden zu können. Obgleich die beiden Forscher sogar dieselben Präparate untersuchten, haben sie sich über die Deutung derselben nicht einigen können. In seinen eigenen Untersuchungen an *Hypogeophis* sieht Marcus den Beweis dafür, daß die Kiemen rein ectodermal sind (S. 760).

In einer kurzen Mitteilung (Ekman, 1909, S. 5) über einen Fall von Rückbildung der letzten Schlundspalte bei *Squalus acanthias* habe ich darauf hingedeutet, daß dieser Fall gleich einem Naturexperiment über die Kiemenbildung betrachtet werden kann. Aus dem Umstand, daß die ectodermale Anlage der 5. Kiemenspalte höchstwahrscheinlich in einem frühen ontogenetischen Stadium unter-

[1] Wiedersheim ist in der letzten Auflage (1909, S. 531) seiner vergleichenden Anatomie geneigt, die Greilsche Auffassung, betreffend die Anurenkiemen, für zutreffend zu halten.

drückt war und die blind endigende, tiefe, entodermale Schlundtasche keine Kiemen enthielte, bin ich für die ectodermale Natur der Kiemen in meinem Fall eingetreten.

Aus der obigen kurzen historischen Darstellung [Ausführlicheres über die Kiemenontogenese findet sich bei Oppel (1905, S. 1—55)] geht hervor, daß die ganze Frage über die Beteiligung und Bedeutung der einzelnen Keimblätter bei der Kiemenbildung schwierig und durchaus nicht gelöst ist.

Noch heute fehlt eine endgültige Entscheidung. Es scheint auch wenig Hoffnung zu bestehen, daß man durch die bisher gebrauchten Methoden eine solche erreichen kann.

Wenn ich die Hoffnung hege, durch die vorliegende Arbeit die Frage ihrer Lösung ein Stück näher gebracht zu haben, so geschieht es hauptsächlich deshalb, weil ich ein experimentelles Verfahren eingeschlagen habe. Dadurch glaube ich, kommt man über viele Schwierigkeiten hinweg, die sonst nicht zu überwinden sind. Vor allem gewinnen wir erst durch die experimentelle Methode die Möglichkeit, die Erscheinungen bei der Entwicklung in ihrem causalen Zusammenhang mit Sicherheit zu analysieren.

Ich möchte schon hier betonen, daß es sich in der vorliegenden Arbeit nur um Experimente an einigen anuren Amphibien handelt. Erst wenn die anderen Anamnier in ähnlicher Weise untersucht sind, können wir auf eine endgültige Lösung der ganzen Frage hoffen.

III. Material und Methode.

Zu meinen experimentellen Untersuchungen, die im Juni—August 1911, März—Juli 1912 und März—April 1913 ausgeführt sind, habe ich folgende Amphibien verwenden können: *Rana fusca* (= *temporaria*), *Rana esculenta*, *Bombinator pachypus*, *Hyla arborea*, *Bufo vulgaris* und *Triton alpestris*. Besonders ausgedehnte Experimente habe ich bei *Bombinator* angestellt.

Am einfachsten war der Laich von *Bombinator* zu haben. Die Laichzeit dauerte (1911—12) vom Anfang Mai bis Mitte August, und die Tiere laichten regelmäßig im Aquarium. Nur mußten immer nach einiger Zeit neue Pärchen geholt werden. Auch *Triton* laichte (1912) im Aquarium fortwährend im April und Mai. Der Laich von den übrigen Arten wurde hauptsächlich jedesmal aus Teichen besorgt.

Von *Rana fusca* hatte ich Laich 1912 etwa $2^1/_2$ Wochen im März, 1913 wieder vom Anfang März bis Anfang April. Diese Art

ist die einzige, die ich noch 1913 für die vorliegende Arbeit verwenden konnte. Von *Rana esculenta* bekam ich (1912) Laich vom Anfang Mai bis Anfang Juli, desgleichen von *Hyla*. *Bufo* laichte (1912) von Ende März bis Anfang Juni.

Die Entwicklung des Laiches vollzog sich verschieden schnell bei den verschiedenen Arten, war aber auch bei derselben Art von der Temperatur stark abhängig. So z. B. entwickelten sich die Eier von *Bombinator* in den heißen Sommertagen 1911, Zimmertemperatur + 28° C, so schnell, daß sie frisch abgelegt, schon etwa nach 36 Stunden das Stadium erreichten, in welchem das Medullarrohr geschlossen wird. Bei kühlerer Witterung erfolgte die Entwicklung entschieden langsamer.

Die Frage, inwieweit man durch künstliche Abkühlung eine Verlangsamung der ersten Entwicklung des Eies, ohne Beschädigung desselben, herbeiführen kann, besitzt einen großen praktischen Wert für den Experimentator. Man weiß durch Untersuchungen von O. Schultze (1894), O. Hertwig (1894), Born (1896), daß Eier von *Rana fusca* Kälte gut ertragen, die von *Rana esculenta* nicht. Spemann (1912a, S. 8) hebt hervor, daß dieses biologisch durch die verschiedene Laichzeit der beiden Froscharten zu erklären ist. Wie *Bombinator* sich gegen Kälte verhält, ist noch nicht festgestellt. Ich habe nur nebenbei 2 Tage alte *Bombinator*-Keime über Nacht im Eiswasser im Kälteschrank gehalten und gefunden, daß die dadurch in ihrer Entwicklung zurückgehaltenen Embryonen eine nachfolgende Operation mehrere Tage lang gut ertragen haben. Systematisch betriebene Untersuchungen sind jedoch nötig, um die Frage endgültig zu lösen.

Ich habe bei meinen experimentellen Untersuchungen die Methoden von Spemann (1906, S. 195/97, 1912a, S. 4-9) befolgt. Da diese von ihm vor kurzem ausführlich beschrieben sind, will ich auf sie hier nur kurz eingehen.

Die Operationen wurden in einem Zimmermanschälchen, das mit Wachs oder Paraffin ausgegossen war, unternommen. Mit einer heißen Nadel wurden am Boden kleine Gruben, entsprechend der Form und Größe der Keime, gemacht, um sie in diesen bei der Operation festzuhalten. Gewöhnlich operierte ich in 0,6 % NaCl-Lösung. Dann kamen die Tiere direkt in reines Wasser. Sogar in Wasserleitungswasser habe ich mit Erfolg operiert. Von einem streng aseptischen Verfahren kann nicht die Rede sein.

Das Befreien der Keime von den Hüllen und dem Dotterhäut-

chen ist, wie SPEMANN (1912a, S. 5) erwähnt, bei den verschiedenen Arten verschieden leicht auszuführen.

Man muß sich hierbei eigene Methoden ausbilden, die einem anderen durch bloße Beschreibung nicht ohne weiteres beizubringen sind. Ich habe hauptsächlich mit zwei spitzen Metallnadeln manipuliert. Leicht sind die Eier von *Rana esculenta* herauszuschälen. Dagegen bietet es schon große Schwierigkeiten, Neurulastadien von *Bombinator* unverletzt aus den Schalen zu erhalten. Ganz besonders schwer gelingt das Befreien der jungen *Triton*-Keime aus ihren Hüllen.

Alle meine Operationen wurden unter dem BRAUS-DRÜNERschen Präpariermikroskop gemacht, und zwar versuchte ich möglichst starke Vergrößerung und direkt auffallendes Sonnenlicht zu brauchen. Nach SPEMANN habe ich mit Glasnadel und Haarschlinge operiert und kann hier bestätigen, daß diese Instrumente ausgezeichnet sind. Metallinstrumente habe ich nicht gebraucht, da sie viel leichter als Glas kleben. Bei meinen Operationen handelt es sich meistens um Transplantationen von Ectodermstückchen. Um diese gut ankleben zu können, habe ich auch nach SPEMANN kleine, aus Deckgläschen geschnittene und verschieden gebogene Glasstreifen zum Drücken gebraucht. Meiner Erfahrung nach bietet das richtige Anbringen des Glasstreifens auf das operierte Tier eine der größten Schwierigkeiten bei der ganzen Operation. Bis das transplantierte Stück fest genug angeklebt war, um den Glasstreifen ohne Schaden für die Operation wegnehmen zu dürfen, dauerte es bei verschiedenen Arten der Operation verschieden lange, etwa von 10 bis 60 Minuten.

Wie in der Literatur oft hervorgehoben ist (BORN, BRAUS, SPEMANN u. a.), sind die verschiedenen Amphibienembryonen zu experimentellen Zwecken sehr verschieden geeignet; ja, es ist eigentlich erstaunlich, wie ausgeprägte Differenzen in physiologischer Hinsicht schon bei dem frühesten Stadium vorhanden sind. Es handelt sich natürlich erstens um die Fähigkeit, operative Eingriffe überhaupt ertragen zu können. In dieser Beziehung kann ich die bekannte Tatsache, daß *Rana esculenta* und *Bombinator* sehr widerstandsfähig sind, bestätigen. Auch *Hyla arborea*, welches Tier, soviel ich weiß, früher zu ähnlichen Zwecken nicht gebraucht ist, erwies sich als ein sehr günstiges Objekt. Empfindlicher fand ich *Rana fusca* und *Bufo*. Mit *Triton alpestris* habe ich nur Mißerfolg gehabt, denn die Tiere starben regelmäßig kurz nach der Operation; doch habe ich nicht andauernd genug experimentiert, um ein definitives Urteil abgeben zu können.

Eine besonders wichtige Rolle spielt die Beschaffenheit des Ectoderms, welches bekanntlich bei allen Arten aus zwei Zellschichten besteht. Auch hier kann ich die alten Erfahrungen bestätigen, daß zum Operieren *Rana esculenta* und *Bombinator* günstiger sind als *Rana fusca*. *Hyla* verhält sich etwa wie die zwei ersten Arten. Weniger günstig ist auch *Bufo*, bei dem, wie bei *Rana fusca*, die jungen Gewebe von klebriger und schmieriger Beschaffenheit sind. Ganz junge *Bufo*-Embryonen haben, wie schon Born (S. 354) berichtet, so starke Wimperbewegung, daß man sie kaum an einer Stelle solange festhalten kann, bis die Anheftung des transplantierten Stückes stattgefunden hat.

Nicht nur die verschiedenen Arten erwiesen sich verschieden widerstandsfähig gegen die Folgen einer Operation, sondern auch bei derselben Art war die Sterblichkeit der Versuchstiere während der monatelang dauernden Versuchszeit sehr wechselnd. Es kam vor, daß einmal von mehreren auf ganz ähnliche Weise operierten Tieren binnen ein paar Tagen fast alle starben, ein anderes Mal von derselben Anzahl fast keines. Dieser Umstand ist wohl hauptsächlich auf die Beschaffenheit des Laiches zurückzuführen, denn dieser ist nicht immer gleich lebenskräftig. Besonders schlimme Erfahrungen machte ich jedesmal, wenn ich versuchte, durch Aussetzen des Laiches in direktes Sonnenlicht die Entwicklung zu beschleunigen.

Larven, die schon so weit entwickelt waren, daß sie sich bewegten, wurden immer vor der Operation mit Chloreton betäubt. Auch später bei der Untersuchung von älteren operierten Larven wurden diese fast immer betäubt, um eine genaue Untersuchung derselben zu ermöglichen. Ich habe die Erfahrung gewonnen, daß die Embryonen ohne Schaden eine ziemlich beliebig lange dauernde Betäubung durch Chloreton ertragen.

Alle operierten Tiere wurden, jedes für sich, in einer Zimmermannschale in Wasserleitungswasser gezüchtet. Jedes Tier hatte im Operationsprotokoll seine Nummer, welche noch auf den Objektgläsern beibehalten und auch im Text angegeben ist, um eine eventuelle spätere Kontrolle zu erleichtern. Gleich nach der Operation wurde das betreffende Tier mit Hilfe des Zeichenprismas so abgezeichnet, daß das operierte Gebiet möglichst genau abgebildet ist. Gleichzeitig wurde das Entwicklungsstadium des Versuchstieres und die Art der Operation notiert. Wenigstens einmal täglich wurde jedes Tier mit dem Präparationsmikroskop genau untersucht und wahr-

nehmbare Veränderungen notiert. Waren diese von Bedeutung, wurde das Tier betäubt und mit dem Zeichenprisma genau abgebildet. Im ganzen umfassen meine Experimente etwa 500 protokollierte Versuchstiere. Von diesen sind jedoch ein Teil auch für andere, hier nicht in Betracht kommende Versuche gebraucht.

Die Fixierung des Materials erfolgte in Zenkerscher Flüssigkeit, mit Nachbehandlung in Perenyi. Die jüngsten dotterreichen Stadien kamen durch Nelkenöl-Kollodium in Chloroform und davon direkt in Paraffin. Schnittfärbung mit Hämatoxylin-Eosin. Serien von 7,5 und 10, vereinzelte auch 15 μ Dicke, teilweise mit Richtungslinien geschnitten.

IV. Deskriptiver Teil.

A. Vorbemerkungen.

Die deskriptive Literatur über die Ontogenese der Amphibienkiemen ist ziemlich umfassend. Von grundlegender Bedeutung ist die Arbeit von Goette (1875). Dann folgen die Untersuchungen von Boas (1882), Maurer (1888), Naue (1890), Schulze (1891), Clemens (1894), Greil (1905b, 1906a, 1908) und Marcus (1908).

Viel Neues auf dem rein deskriptiven Wege ist in dieser Frage schwer zu finden. Eine kurze Orientierung über die normale Entwicklung muß jedoch hier vorausgeschickt werden. Erst wenn wir diese kennen, können wir über die durch die Operationen gewonnenen Fälle urteilen.

Ich will erst insofern Stellung zu den Streitfragen nehmen, als die deskriptive Methode es ermöglicht, und dann die durch die Experimente gewonnenen Tatsachen mit in Betracht ziehen.

Es handelt sich hier nicht nur um die Frage nach der Beteiligung des Ecto-, Meso- und Entoderms am Aufbau der Kiemen, sondern auch um einige Nebenfragen, die nicht ganz klar sind. Von diesen seien erwähnt: »Was verstehen wir unter ‚äußeren' und ‚inneren' Kiemen? Wie entsteht die sog. 4. ‚innere' Kiemenreihe? Ist die 2. Schlundspalte immer vorhanden?«

Die normale Entwicklung wurde hauptsächlich bei *Bombinator* untersucht und danach richtet sich auch die folgende Beschreibung. Doch muß ich schon hier hervorheben, daß ich bei anderen Anuren erhebliche Unterschiede gefunden habe, welche besonders erwähnt werden müssen. Mir scheint, daß man bis jetzt in dieser Frage zu wenig darauf geachtet hat, daß Unterschiede bei Arten, die syste-

matisch nahverwandt sind, vorkommen können, und man ohne weiteres jeden Befund auf sämtliche Species hat ausdehnen wollen.

Zuerst gebe ich eine Darstellung vom Bau derjenigen Entwicklungsstadien der Versuchstiere, in welchen die Operationen gemacht wurden. Bei diesen bestehen noch keine Kiemen und auch das Anlagematerial für dieselben, die Keimblätter, sind noch voneinander isoliert oder berühren sich nur, ohne inniger zu verschmelzen. Diese Stadien bezeichne ich als meine Ausgangsstadien. Aus praktischen Gründen werden sie in drei Gruppen I, II und III eingeteilt. Es ist verständlich, daß diese Einteilung eine etwas willkürliche sein muß, aber ich glaube, daß sie für meine Zwecke hinreichend genau ist. Bei der Besprechung der Ausgangsstadien wird auch die Frage erörtert, mit welcher Wahrscheinlichkeit bei der Operation eine glatte Trennung der Keimblätter voneinander gelingen kann; denn darauf kommt es hier an.

Für diejenigen Stadien, welche schon Kiemenanlagen oder fertige Kiemen besitzen und für meine Operationen nicht benutzt wurden, brauche ich keine genauere Einteilung, sondern bezeichne sie kurz als ältere Stadien.

B. Ausgangsstadien (ohne Kiemen).

1. Ausgangsstadium I.

Fig. 1 stellt ein Habitusbild einer *Bombinator*-Larve von dem jüngsten Stadium dar, das ich zu meinen Kiemenoperationen gebraucht habe. Die Länge des Tieres beträgt 2,4 mm. Die Medullarwülste sind deutlich zu sehen, liegen aber noch weit voneinander. Jüngere Embryonen, bei denen die Medullarwülste noch undeutlich sind, habe ich wegen technischer Schwierigkeiten nicht benützen können. Sie sind erstens sehr schwer unverletzt aus den Eihüllen herauszuschälen und zweitens ist das Ectoderm sehr weich, so daß ein losgeschnittenes Stück leicht verletzt wird. Auch durch den Druck der bei der Operation gebrauchten Glasstreifen werden die dünnwandigen, mit einer großen Urdarmhöhle versehenen jüngsten Stadien stark deformiert. Bei meinen Versuchen war die Sterblichkeit bei den jüngsten Stadien die größte.

Der Bau des I. Ausgangsstadiums (solange das Medullarrohr offen ist) ist sehr einfach (Fig. 2—4). Das Ectoderm ist nur im Gebiet der Anlage des Zentralnervensystems verdickt (Fig. 3) und sonst ganz undifferenziert. Die große Mundhöhle hängt weit offen mit der Darmhöhle zusammen und ihre Wände sind dünn und einfach. Das

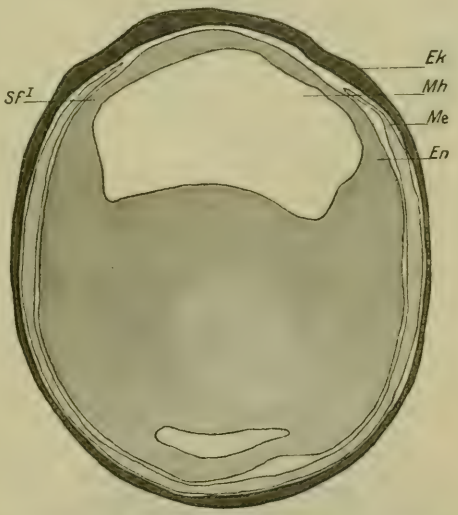
Mesoderm bildet eine dünne Schicht zwischen dem Entoderm und Ectoderm. Die Ursegmentplatte ist noch unsegmentiert und die Chorda-Anlage nur oral vollständig von der dorsalen Urdarmwand abgespalten.

Fig. 1.

Etwa 40 Std. alte *Bombinator*-Larve; Ausgangsstadium I. Die Medullarwülste sind deutlich. Vergr. $\times$ 20.

Untersuchen wir näher das für uns wichtige Kiemengebiet, so ergibt sich aus Fig. 2 und 3, daß das Ecto- und Entoderm hier noch nicht in Berührung getreten sind. Das Mesoderm liegt zwischen beiden als eine trennende Schicht. Nur im Bereiche der Mundanlage sind die Verhältnisse anders, weil hier das Mesoderm fehlt. Dadurch berühren sich das Ecto- und Entoderm, wie Fig. 2 zeigt.

Fig. 2.

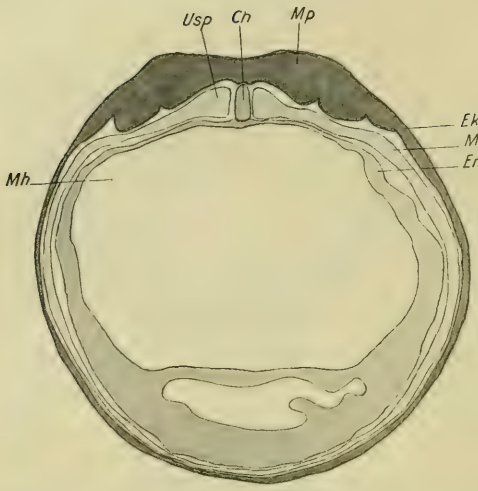


Horizontalschnitt durch eine *Bombinator*-Larve etwa wie Fig. 1. Die Mundhöhle in der Mitte getroffen. *Ek* Ectoderm; *En* Entoderm; *Me* Mesoderm; *Mh* Mundhöhle; *Sf I* I. Schlundfalte. Vergr. $\times$ 38.

Die vom Entoderm gebildeten Schlundfalten fehlen noch. Eine undeutliche Vorwölbung (Fig. 2, Sf^1) deutet jedoch an, wo die erste derselben, die Tubaanlage, besteht. Sonst laufen die drei Schichten parallel nebeneinander. Die Zellen sind groß und sehr dotterreich (Fig. 4) und in allen Schichten fast gleich. Das Ectoderm zeichnet sich durch seinen Pigmentgehalt und etwas kleinere Dotterkörnchen aus. Es gibt zwei Arten von Dotterkörnchen, große und ganz kleine. Die letzteren sind nur bei sehr starker Vergrößerung zu sehen. Besonders zahlreich sind sie im Entoderm. Später scheinen sie zuerst zu verschwinden und die größeren Dotterkörnchen bleiben allein einige Zeit übrig.

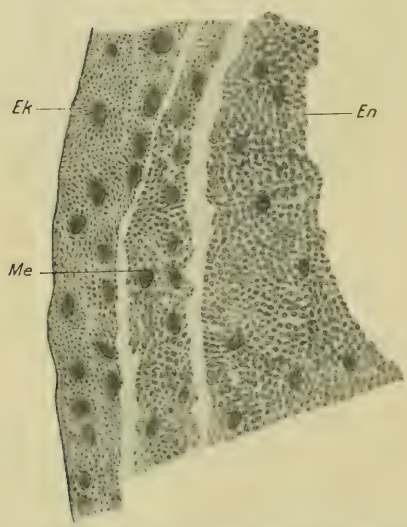
Das Operieren, wenn es sich um Verlagerungen des Ectoderms

Fig. 3.



Bombinator, Querschnitt durch dasselbe Stadium wie Fig. 2. Die Mundhöhle etwa in der Mitte getroffen. *Ch* Chorda; *Ek* Ectoderm; *En* Entoderm; *Me* Mesoderm; *Mh* Mundhöhle; *Mp* Medullarplatte; *Usp* Ursegmentplatte. Vergr. $\times$ 38.

Fig. 4.



Ein Stück der lateralen linken Mundhöhlenwand von Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. $\times$ 192.

handelt, gelingt in dem oben beschriebenen Stadium der Embryonen mit einiger Vorsicht recht gut. Das Ectoderm besitzt die nötige Festigkeit und löst sich auch als ein großes zusammenhängendes Stück glatt ab. Immerhin zieht es sich noch ziemlich stark zusammen. Einige Mesodermzellen können wohl an dem losprăparierten Ectodermstück hängen bleiben, lassen sich aber nachträglich entfernen. Dagegen glaube ich bestimmt behaupten zu können, daß bei einiger Vorsicht das Entoderm ganz intakt bleibt. Dafür spricht schon der Bau des ganzen Kiemengebietes. Bei starker Vergrößerung und guter Beleuchtung ist auch nachträglich das Gelingen der glatten Abtrennung des Ectoderms einigermaßen leicht zu kontrollieren.

Die entsprechenden Stadien der anderen von mir untersuchten Anuren unterscheiden sich nicht morphologisch erheblich von *Bombinator*. Die *Bufo*-Larven,

und dasselbe gilt auch von *Rana fusca*, haben doch eine verhältnismäßig größere Darm- und Mundhöhle. Die Wand der Mundhöhle ist sehr dünn und bietet dadurch bei den Operationen Schwierigkeiten dar.

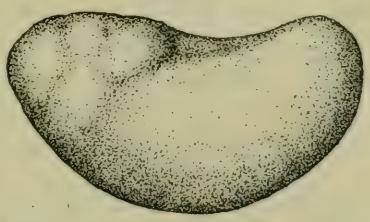
Der einfache Bau der Kiemenregion erhält sich etwa so lange, als das Medullarrohr offen bleibt. Unter dem Präpariermikroskop ist schon zu sehen, wenn die erste Schlundfalte das Ectoderm erreicht. Alle Versuchstiere, die bei der Operation dieses Entwicklungsstadium nicht überschritten haben, bezeichne ich als zum I. Ausgangsstadium gehörend.

2. Ausgangsstadium II.

Nachdem das Medullarrohr sich schließt, wird der einfache Bau der Kiemengegend allmählich komplizierter und wir gelangen zu einem Stadium, welches ich als Ausgangsstadium II bezeichne. Habituell ist der Embryo noch sehr einfach, Fig. 5, die Länge beträgt 2,5 mm. Ein ähnliches Tier, wie Fig. 5 darstellt, zeigte bei der mikroskopischen Untersuchung folgende Merkmale: Die Zahl der Ursegmente war 5. In der Mundgegend war das Ecto- und Entoderm noch deutlich getrennt. Zwei Schlundfalten waren vorhanden. Die erste war deutlich entwickelt und berührte das Ectoderm in ihrer ganzen Höhe, die zweite gelangte nur in ihrem dorsalen Teile mit einer Spitze bis zu diesem.

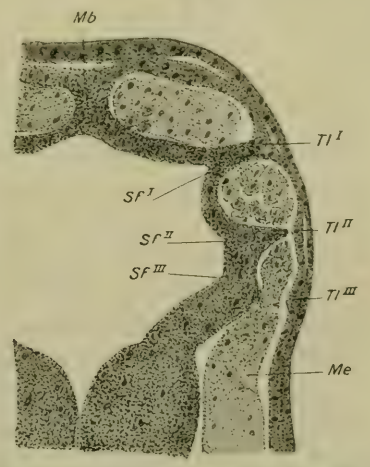
Fig. 6 stellt einen Horizontalschnitt durch die Kiemengegend einer etwas älteren Larve als der bereits erwähnten dar. Sie besitzt schon 9 Ursegmente. Vorn in der Mundgegend ist das Ectoderm mit dem Entoderm so verschmolzen, daß man die Grenze zwischen den beiden Schichten kaum feststellen kann.

Fig. 5.



Bombinator-Larve mit eben geschlossenem Medullarrohr; II. Ausgangsstadium. Vergr. $\times$ 15.

Fig. 6.



Horizontalschnitt durch eine *Bombinator*-Larve, etwas älter als Fig. 5; 9 Ursegmente sind vorhanden. *Me* Mesoderm; *Mb* Mundbucht, *Tl I—III* 1.—3. Taschenleiste (Anlage der ectodermalen Kiementasche); *Sf I—III* 1.—3. Schlundfalte. Vergr. $\times$ 72.

Die erste Schlundfalte ist, wie bereits bei dem etwas jüngeren Stadium, mit dem Ectoderm verbunden. Die zweite kommt auch ihrer ganzen Höhe nach bis zum Ectoderm. Es findet nur eine Berührung statt und von einer Verschmelzung kann noch nicht die Rede sein. Auch die dritte Schlundfalte ist vorhanden, wenn auch noch ganz wenig entwickelt und durch eine Mesodermschicht vom Ectoderm vollständig isoliert. Der Hyoidbogen ist durch die zwei ersten Schlundfalten vollständig abgegrenzt, der hinter ihm folgende erste Kiemenbogen dagegen durch die halbfertige dritte Schlundfalte caudal noch unvollständig begrenzt.

Auch das Ectoderm ist schon etwas differenziert. Die Berührungsstelle mit den zwei ersten Schlundfalten ist als eine Leiste nach innen gewachsen. Diese Leiste, die ich hier kurz Taschenleiste bezeichne, entspricht der Stelle, wo später die äußere Kiementasche oder Furche entsteht. Merkwürdigerweise ist im Ectoderm sogar eine dritte Leiste vorhanden, da, wo die Berührung mit der dritten Schlundfalte später zu erwarten ist. Dieser Befund spricht dafür, daß im Ectoderm die Kiementaschen unabhängig von der Berührung durch das Entoderm angelegt werden.

Der histologische Bau der drei Schichten ist noch ziemlich gleichmäßig. Die Zellen sind sehr dotterreich. Am wenigsten Dotter enthält das Ectoderm.

Das Operieren gelingt in diesem Stadium sehr gut. Das Ectoderm zieht sich weniger zusammen als früher und ist fester. Man hat bei einiger Vorsicht große Möglichkeiten, das Ectoderm ablösen zu können, ohne das Entoderm allzuviel zu beschädigen. Die dritte Schlundfalte erreicht noch nicht das Ectoderm und die zweite kommt nur mit einer spitzen Kante an dasselbe heran. Am schwierigsten ist natürlich die Trennung der ersten Schlundfalte vom Ectoderm. Es ist kaum zu vermeiden, daß hier bei dem Abpräparieren der Haut auch einige Entodermzellen mitgenommen werden; doch kann man sie nachträglich entfernen. Sollten auch ab und zu mit dem auspräparierten Ectodermstück Zellen aus dem distalen Ende der Tubaanlage mitfolgen, so spielen sie schließlich bei der Kiemenbildung direkt keine Rolle, wie wir aus dem Bericht über die weitere Entwicklung der Tubaanlage sehen werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß bei unseren Tieren die erste Schlundfalte keine Beziehungen zu den Kiemen hat.

Um zu konstatieren, mit welchem Erfolg man das Ectoderm aus der Kiemengegend in diesem Stadium entfernen kann, ohne das

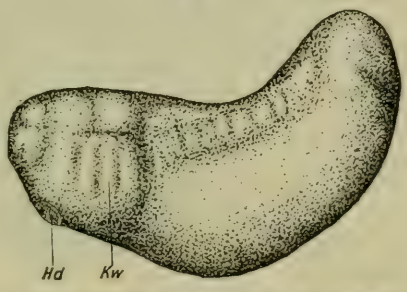
Entoderm zu beschädigen, habe ich Larven kurz nach der Operation fixiert und auf Schnittserien untersucht. Es zeigte sich, daß das Entoderm, das distale Ende der ersten Schlundfalte ausgenommen, unbeschädigt war.

Zum II. Ausgangsstadium werden meine Versuchstiere so lange gerechnet, als die 3. Schlundfalte noch nicht das Ectoderm erreicht. Dies unter dem Präpariermikroskop genau festzustellen, ist nicht immer leicht, läßt sich jedoch in den meisten Fällen durchführen.

3. Ausgangsstadium III.

Die ältesten zu meinen Kiemenoperationen gebrauchten Larven bezeichne ich als zu Ausgangsstadium III gehörend. Fig. 7 stellt eine Larve kaum noch im Anfang dieses Stadiums dar. Die Länge des Tieres beträgt 3,4 mm. Bei günstiger Temperatur wird dieses Stadium erreicht schon etwa nach 8 bis 12 Stunden, nachdem das Medullarrohr sich geschlossen hat. In Fig. 7 ist schon die Mundbucht angedeutet, ebenfalls die Augenanlagen und das Hörbläschen. In der Kiemengegend sieht man kaum merkbar die Andeutungen der zwei ersten Kiemenwülste. Etwa 10 Ursegmente sind vorhanden.

Fig. 7.



Bombinator-Larve im Anfang des III. Ausgangsstadiums. *Hd* Haftdrüse; *Kw* Kiemenwulst. Vergrößerung $\times$ 15.

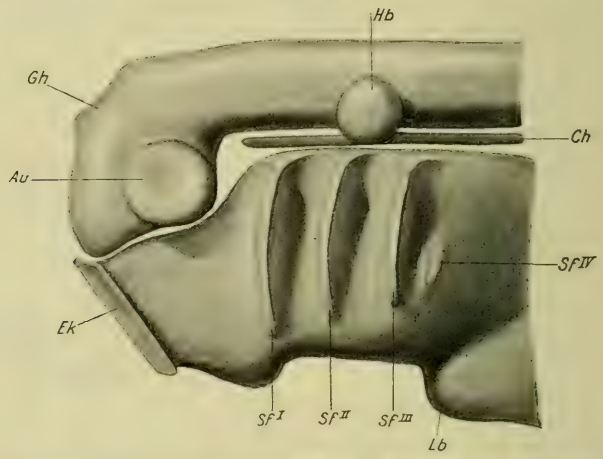
Die ältesten zum III. Ausgangsstadium gerechneten Larven, also die ältesten operierten, fingen an sich zu bewegen. Die zwei ersten Kiemenwülste waren deutlich zu sehen. Die Zahl der Ursegmente betrug etwa 14. Ein wichtiges Merkmal ist, daß auch bei diesen Larven die 4. und 5. Schlundfalte das Ectoderm nicht erreichen.

Einen Einblick in den Bau der Kiemengegend des III. Stadiums gewinnt man durch Fig. 8—10. Fig. 8 stellt ein nach Horizontal- und Vertikalschnitten graphisch etwas schematisch rekonstruiertes Bild des Kopfes einer Larve mit 11 Ursegmenten dar. Das Zentralnervensystem, das Auge, das Hörbläschen, die Chorda und der Kopfdarm sind von der linken Seite gesehen dargestellt. Das Ectoderm und Mesoderm sind weggelassen, ebenfalls die Kopfnerven. Nur im Bereich des Mundes ist ein Stück Ectoderm abgebildet. Drei Schlund-

falten sind deutlich vorhanden. Diese sind sehr tief und hoch und hängen distal mit dem Ectoderm zusammen. In diesem Bilde sind sie in ihrem distalen Ende vom Ectoderm getrennt dargestellt.

Von der 4. Schlundfalte ist nur die erste Anlage vorhanden, die 5. ist gar nicht angedeutet. In Fig. 9, welche einen Horizontalschnitt durch dasselbe Stadium wie Fig. 8 darstellt, ist die Verbindung zwischen der 2. Schlundfalte und dem Ectoderm näher zu sehen. Die 3. Falte berührt nur mit ihrer Spitze das Ectoderm. Verfolgt man aber die Schnittserie in dorsaler Richtung, so findet auch zwi-

Fig. 8.



Etwas schematisiertes, graphisch rekonstruiertes Modell des Munddarmes und Gehirns einer *Bombinator*-Larve im III. Ausgangsstadium. Die Nervenanlagen sind nicht dargestellt; die distalen Enden der 3 ersten Schlundfalten sind vom Ectoderm getrennt. *Au* Auge; *Ch* Chorda; *Ek* Ectodermstück, in welchem die Mundöffnung entsteht. *Gh* Gehirn; *Hb* Hörbläschen; *Lb* Leberbucht; *Sf I—IV* 1. bis 4. Schlundfalte. Vergr. etwa $\times$ 50.

schen dieser Falte und dem Ectoderm eine Verschmelzung statt. Die Vereinigungsstelle des Ectoderms mit dem distalen Ende der 2. Schlundfalte ist noch sehr deutlich zu sehen in Fig. 9. Beide Schichten heben sich scharf gegeneinander ab. Die ectodermale Leiste ist deutlich differenziert, sonst ist das Ectoderm überall gleich dick und besteht aus zwei Zellschichten.

Von den übrigen von mir untersuchten Anuren unterscheidet sich ganz besonders *Rana fusca* von *Bombinator* in diesem Stadium dadurch, daß die ganze Kiemenregion etwas mehr vorgewölbt und die Kiemenwülste deutlicher sind.

Die Operationen werden in dem III. Stadium vom Versuchstier leicht ertragen. Schwierig sind sie aber insofern ganz einwandfrei

zu machen, als die glatte Trennung des Ectoderms vom Entoderm nur schwer gelingt. Das Ectoderm läßt sich wohl lostrennen, aber es ist kaum zu vermeiden, daß man Entodermzellen mit erhält, denn die drei ersten Schlundfalten sind, wie bereits erwähnt, in ihrem distalen Ende mit dem Ectoderm verwachsen. Bei starker Vergrößerung und guter Beleuchtung kann man die Entodermzellen vom Ectoderm noch mit einiger Mühe nachträglich entfernen; ob ganz vollständig, bleibt immerhin fraglich.

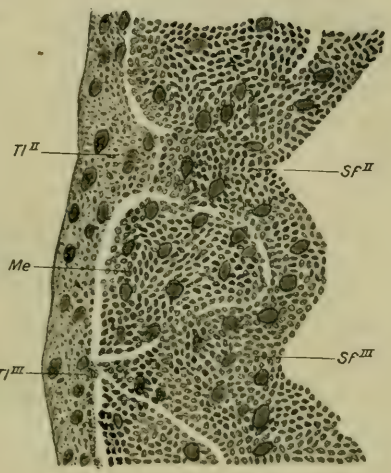
Wir müssen deshalb darauf gefaßt sein, daß bei Operationen im III. Ausgangsstadium an dem herauspräparierten Kiemenectoderm entodermale Zellen aus den distalen Enden der drei ersten Schlundfalten hängen bleiben. Dagegen ist sicher, daß die 4. und 5. Schlundfalte ganz intakt bleiben.

C. Ältere Stadien (mit Kiemen).

1. Verschmelzung der Schlundfalten mit dem Ectoderm bei *Bombinator*.

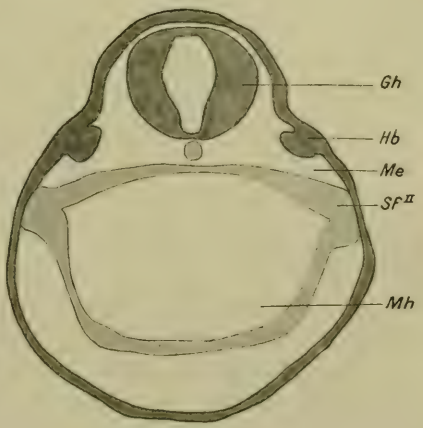
Sobald die Larve anfängt sich zu bewegen, wird das III. Ausgangsstadium schnell überschritten, und von nun ab habe ich die Tiere für meine Operationen nicht mehr verwendet. Das Operieren wird auch

Fig. 9.



Horizontalschnitt durch die Mundhöhlenwand desselben Stadiums wie in Fig. 8. Der Schnitt geht so ventral, daß hier die 3. Schlundfalte nicht mit dem Ectoderm zusammenschmilzt. *Me* Mesoderm; *Tl II—III* 2.—3. Taschenleiste; *Sf II—III* 2. bis 3. Schlundfalte. Vergr. $\times$ 232.

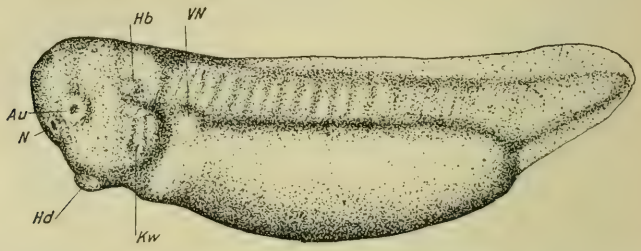
Fig. 10.



Querschnitt durch dasselbe Stadium wie in Fig. 8, etwa in der Gegend der 2. Schlundfalte. *Gh* Gehirn; *Hb* Hörbläschenanlage; *Me* Mesoderm; *Mh* Mundhöhle; *Sf II* 2. Schlundfalte. Vergr. $\times$ 52.

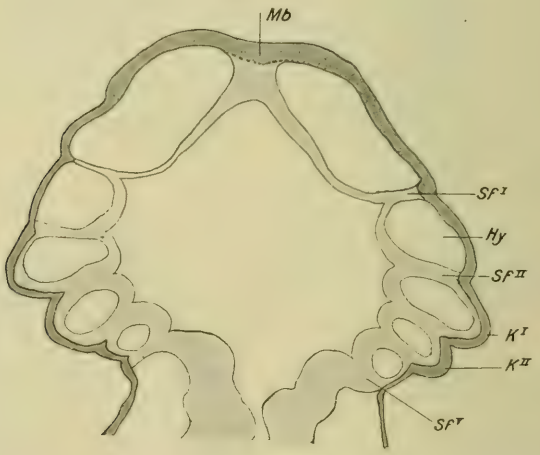
schwer dadurch, daß die entodermalen Schlundfalten mit dem Ectoderm fester verwachsen und ihre Zahl sich vermehrt, indem die 4. und 5. noch hinzukommen. Außerdem verliert das Ectoderm seine Dotterkörnchen, wird dünn und zäh und löst sich auch vom Mesoderm schwer ab.

Fig. 11.



4 Tage alte *Bombinator*-Larve. *Au* Auge; *Hb* Hörbläschen; *Hd* Haftdrüse; *Kw* Kiemenwulst; *N* Nase; *VN* Vorniere. Vergr. $\times$ 13.

Fig. 12.



Horizontalschnitt durch die Kiemengegend einer *Bombinator*-Larve mit deutlichen Kiemenwülsten. *Hy* Hyoidbogen; *K I—II* 1.—2. Kiemenwülste; *Mb* Mundbucht; *Sf I—IV* 1.—5. Schlundfalte. Vergrößerung $\times$ 60.

Im Aussehen der Larve treten große Veränderungen ein (Fig. 11). Vor allem wächst der Schwanz sehr schnell. Die Anlagen der Nase, des Auges und des Ohres werden äußerlich sichtbar, ebenso sind die zwei dicht hinter der Mundbucht gelegenen Haftdrüsen deutlich entwickelt.

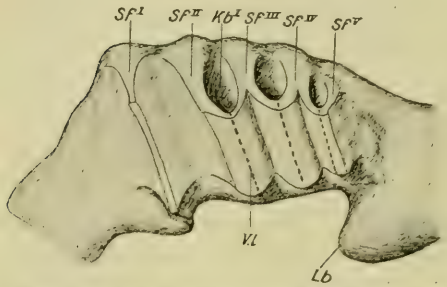
Die Kiemengegend wölbt sich etwas hervor (Fig. 12), besonders

dadurch, daß zwischen ihr und dem Vornierenknäuel eine laterale Einschnürung des Körpers stattfindet. Allmählich treten auch die wellenförmigen Anlagen der zwei ersten Kiemenreihen deutlicher hervor.

Über den Bau der Kiemengegend wollen wir uns zuerst durch einen Horizontalschnitt orientieren. Einen solchen stellt Fig. 12 dar, und zwar von einer etwas älteren Larve als Fig. 11. Im Vergleich mit dem III. Ausgangsstadium haben wir hier sehr große Unterschiede zu verzeichnen. Vor allem sind jetzt fünf entodermale Schlundfalten entwickelt und in Berührung mit dem Ectoderm. Die Entwicklung der 4. und 5. Schlundfalte erfolgt ziemlich schnell und geschieht in der Hauptsache in ähnlicher Weise wie die der vorderen. Jedoch wird ihre Lage zur Körperachse eine etwas verschiedene. Während die drei ersten ziemlich senkrecht dazu stehen, sind die 4. und 5. schief gestellt. Dieses wird bedingt durch die früher erwähnte Einschnürung des Körpers in diesem Gebiet. Besonders auffallend ist bei *Bombinator* in diesem Stadium die Beziehung der entodermalen Schlundfalten zum Ectoderm. Wie wir früher (Fig. 9) gesehen haben, berührt die Schlundfalte das Ectoderm, wenn wir einen Horizontalschnitt betrachten, anfangs nur an einer Stelle. Die ectodermale Kiemenleiste und die Falte haben nur eine schmale gemeinsame Berührungsfläche. Bald tritt aber bei *Bombinator* eine sehr wichtige Veränderung ein, die zuerst mit aller Deutlichkeit von Greil (1905b, S. 408, 1906a, S. 59—60) hervorgehoben ist. *Bombinator* ist in dieser Beziehung ein sehr günstiges Objekt. Ich will aber schon hier betonen, daß die Befunde bei *Bombinator* nicht ohne weiteres bei allen Amphibien stimmen, wie wir später sehen werden. Ausgenommen die 1. Schlundfalte, die zur Tuba wird und sich bald vom Zusammenhang mit dem Ectoderm ablöst, schieben sich die distalen Enden der übrigen Falten unter das Ectoderm so weit, bis sie sich gegenseitig berühren. Auf dem Horizontalschnitt sehen wir davon folgendes: Von dem distalen Ende der 2. Schlundfalte gehen Zellen dicht unter dem Ectoderm nach hinten und vereinigen sich mit Zellen, die ebenfalls von dem distalen Ende der 3. Falte nach vorn verschoben sind. In ähnlicher Weise vereinigen sich das distale Ende der 3. und 4. und der 4. und 5. Schlundfalte miteinander. Dagegen schiebt die 2. Falte keine Zellen nach vorn und die 5. keine nach hinten. Untersucht man verschieden alte Entwicklungsstadien, so ist zu finden, daß diese Verschiebung der distalen Teile der Schlundfalten etwa in der Mitte des Kiemenbogens anfängt und davon sich

kaum dorsal, aber mehr ventral fortsetzt. Um den durch diese Verschiebung entstandenen Bau der Kiemengegend zu veranschaulichen, habe ich folgendes schematische Bild des Munddarmes entworfen (Fig. 13). Das Ectoderm und Mesoderm sind weggelassen, nur das Entoderm ist dargestellt. Am meisten oral liegt die Tubaanlage als eine einfache Falte, die distal mit einem schmalen Rande das Ectoderm berührt. Zwischen der ersten und zweiten Falte ist eine tiefe und breite Furche, wo der Hyoidbogen liegt. Durch die Vereinigung der distalen Enden der folgenden Falten entstehen drei dorsal und ventral offene Rohre, deren Wände vom Entoderm gebildet sind. Die Wand des vordersten Rohres ist lateral sehr dünn. Diese Rohre entsprechen den drei ersten Kiemenbogen und werden vom Mesoderm ausgefüllt. Wie der Querschnitt zeigt, liegt in jedem Rohr das betreffende Kiemenbogengefäß (Fig. 16). Wenn wir von außen nach innen gehen, haben wir also in dem Gebiet, wo die erste Kiemenanlage entsteht, erst das Ectoderm, dann das Entoderm und schließlich das Mesoderm mit dem Blutgefäß.

Fig. 13.



Eine schematische Rekonstruktion des Munddarmes einer *Bombinator*-Larve aus demselben Stadium wie Fig. 12. Nur das Entoderm ist wiedergegeben. Die 3 ersten Branchialbogen (Mesoderm und Blutgefäße) sind vom Entoderm röhrenförmig umschlossen. *Lb* Leberbucht; *Kb I* 1. Branchialbogen; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte; *Vl* Verwachsungslinie der distalen Schlundfaltenränder.

2. Verschiedene Ansichten über die Verschmelzung der Schlundfalten mit dem Ectoderm bei den Amphibien.

Die zuerst von Greil, angeblich bei allen Amphibien, gefundene Verschiebung der distalen Enden der Schlundfalten unter das Ectoderm macht die ganze Frage nach der Herkunft der Kiemen so außerordentlich kompliziert. Da in diesem entscheidenden Punkte die Angaben der Autoren verschieden lauten, ist es nötig, zuerst die Frage historisch zu erläutern.

Goette gibt in seiner großen Monographie der *Bombinator*-Entwicklung (1875) keine ganz genauen Angaben darüber, wie er sich die Vereinigung der Schlundfalten mit dem Ectoderm denkt. Auch seine Abbildungen sind in dieser Hinsicht nicht zuverlässig. Nach

seinen Fig. 254 und 308 zu urteilen, könnte man glauben, er sei derselben Auffassung wie GREIL. Immerhin geht aus dem Text (S. 673) deutlich hervor, daß nach seiner Ansicht unter dem Ectoderm der ersten Kiemenanlagen nur das Mesoderm mit dem Blutgefäß liegt.

Genauere Angaben finden sich bei MAURER (1888a). Über die Vereinigung der beiden Schichten bei *Rana esculenta* sagt er folgendes (S. 331): »Die Öffnung der Kiemenspalten kommt derart zustande, daß die beiden Blätter der dritten bis fünften Schlundfalten, nachdem sie das Ectoderm erreicht haben, auseinanderweichen und eine Einsenkung des letzteren, die von außen erkennbare Kiemenfurche, zwischen sich fassen. Die Entodermblätter schieben sich unter das Ectoderm ein und verwachsen mit demselben.« MAURER nimmt aber nicht an, daß das Entoderm bei *Rana* sich so weit verschiebt, daß es unter dem ganzen Ectoderm der Kiemenbogen liegt, sondern sagt, daß die Außenfläche des Kiemenbogens rein ectodermal ist (S. 331). Gerade hier entstehen die ersten »äußeren« Kiemen, welche MAURER auch ohne weiteres als ectodermale Bildungen bezeichnet (S. 330). In einem späteren Zusammenhang haben wir uns noch zu beschäftigen mit MAURERS Angaben über die Entwicklung der sog. inneren Kiemen, welche erst nachträglich entstehen.

Wie schon erwähnt, vertritt GREIL eine ganz andere Auffassung über die Kiemenontogenese der Anamnier. Seine ersten Untersuchungen (1905b, 1906a) umfassen verschiedene Amphibien, *Triton alpestris*, *Siredon*, *Salamandra atra*, *Rana esculenta* und *fusca*, *Bufo* und *Bombinator*. In seiner später erschienenen großen Monographie über die *Ceratodus*-Entwicklung (1908) sind von der Kiemenontogenese nur die Tafeln und etwas an Figurenerklärungen vorhanden, der betreffende Text ist zurzeit (Mai 1913) noch nicht erschienen. In dieser Arbeit wird die Kiemenentwickelung sowohl bei *Ceratodus* wie bei *Triton alpestris* genau dargestellt.

Über seine Beobachtungen, mit denen sich die von mir bei *Bombinator* bereits angeführten teilweise decken, berichtet GREIL (1906a S. 260) nach Untersuchungen an *Triton* u. a. folgendes:

»Bei etwas älteren Larven beginnen sich nun die Entodermzellen der 2. und 3. Schlundtasche im Bereiche des 1. bzw. 2. Branchialbogens an der Innenseite des Ectoderms vorzuschieben, wobei sie dessen Sinnesschicht verdrängen. Diese Entodermzellen kommen so unmittelbar unter die Deckschichte des Ectoderms zu liegen. Alsbald schieben sich auch von den Vorderseiten der Schlundtaschen

entodermale Zellen an der Innenseite des Ectoderms, gleichfalls unter Verdrängung seiner Sinnesschichte, vor. Schließlich stoßen die von den einander zugekehrten Seiten der 2., 3., 4. und 5. Schlundtaschen abstammenden Entodermzellen an der Innenseite des Ectoderms der 3 vorderen Bronchialbögen zusammen und bilden hier eine einheitliche, unmittelbar unter der Deckschichte befindliche Zellage.«

Greil behauptet den Unterschied zwischen den beiden Schichten sehen zu können dadurch, daß das Entoderm viel dotterreicher ist, als das Ectoderm und seine Dotterkörnchen auch viel länger beibehält als dieses. Die Kernteilungsfiguren, das Pigment und die ganze Anordnung der Zellen liefern noch gute Anhaltspunkte für die Unterscheidung. Nach Greil ist diese Auffassung für alle von ihm untersuchten Amphibien gültig.

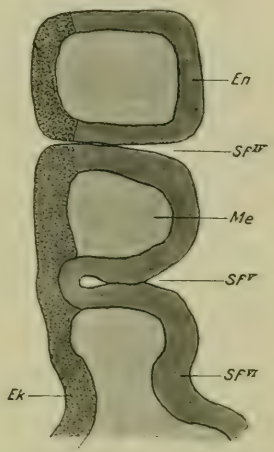
Gegen die Greilsche Auffassung (1905b, 1906a) des Verhaltens der Keimblätter tritt Marcus (1908) ganz entschieden auf. Seine Untersuchungen umfassen den Gymnophionen *Hypogeophis* (S. 696). Wenn er hierbei zu anderen Resultaten gekommen ist, braucht uns dies noch nicht zu wundern, da dieses Tier ziemlich fern verwandt ist mit den von Greil untersuchten Amphibien. Wichtiger ist aber die Tatsache, daß Marcus auch die von Greil benutzten Formen (S. 708) untersucht, ja sogar Greils Präparate gesehen hat, ohne sich mit ihm über die Deutung derselben einigen zu können. Marcus' Hauptargument ist, daß Greil den Unterschied zwischen Ectoderm und Entoderm nicht feststellen kann und sich folglich in diesem Punkt irrt. Daß seine Befunde, wie er sie deskriptiv auseinandersetzt, richtig sind, gibt er zu (S. 708). Marcus erwähnt, daß er bei seinem speziellen Objekt (S. 718) in den Kuppen der wachsenden Kiemenfäden eine Anhäufung von Zellen findet, die er als »Wachstumskuppe« bezeichnet. Durch diesen Namen will er den aktiven Anteil dieser Stelle bei der weiteren Kiemenbildung betonen. Zu Greils Befunden bemerkt er (S. 718): »Als Wachstumskuppe deute ich auch die dotterhaltigen Zellen am äußeren Rande des Kiemenbogens der Anuren, die Greil als Entodermzellen anspricht. Wenn diese Zellen tatsächlich das Wachstum der Kieme zu leisten haben, so ist eine Nahrungsaufnahme in Gestalt von Dotter leicht einzusehen. Während also im übrigen Ectoderm das Dottermaterial verbraucht ist, nehmen nur diejenigen Ectodermzellen neuen Dotter in sich auf, die zur Wachstumskuppe gehören.«

Durch diese Annahme glaubt Marcus die dotterhaltigen Zellen,

die Greil wegen ihres Dottergehaltes für entodermal hält, in der Tat für Ectodermzellen erklären zu können und folglich von der ganzen Greilschen Auffassung von der Rolle des Entoderms Abstand nehmen zu müssen.

Marcus' Auffassung über das Verhalten der Keimblätter bei der Kiemenentwicklung, gewonnen aus seiner *Hypogeophis*-Untersuchung, wollen wir hier noch kurz erwähnen. Nach seiner Behauptung gelingt die Unterscheidung der beiden Schichten bei seinem Material wegen des geringeren Dottergehaltes viel besser als bei den Anuren und Urodelen (S. 708). Marcus wichtigsten Befund in dieser Frage glaube ich am besten durch eine etwas schematisierte und kombinierte Wiedergabe seiner Fig. 17 und 18, Tafel XLVII, erläutern zu können, Fig. 14. Dieses Bild, welches einen Horizontalschnitt durch die linke Kiemengegend von *Hypogeophis* darstellt, zeigt am meisten caudal die Anlage der 6. Schlundfalte, dann nach vorn die 5. Schlundfalte, die das Ectoderm berührt. An der Berührungsstelle sind die beiden Schichten noch deutlich getrennt. Dann aber im Bereiche der folgenden Schlundfalte, der 4., die eben durchgebrochen ist, geht das Entoderm ohne jede Grenze in das Ectoderm über. Dasselbe Bild zeigen die folgenden Schlundfalten.

Fig. 14.



Horizontalschnitt durch die hintersten Schlundfalten bei *Hypogeophis*. Nach Marcus (1908) zusammengestellt. *Ek* Ectoderm; *En* Entoderm; *Me* Mesoderm; *Sf IV—VI* 4.—6. Schlundfalte.

Durch diese Befunde glaubt Marcus annehmen zu müssen, daß das Ectoderm sich mit dem Entoderm vereinigt, so wie es Fig. 14 halbschematisch zeigt. Eine Verschiebung des Entoderms im Sinne Greils leugnet er vollständig. Demnach hätten wir auf der äußeren Seite des Kiemenbogens nur Ectoderm. Da die Kiemen hier entstehen, müssen sie folglich auch rein ectodermale Bildungen sein.

Wie schon erwähnt, findet Marcus keinen Beweis für die Richtigkeit der Greilschen Auffassung, nicht nur bei *Hypogeophis*, sondern auch bei den übrigen Amphibien. Über seine eigenen Untersuchungen an *Rana esculenta* bemerkt er (S. 708): »daß ich dort dasselbe fand wie bei *Hypogeophis*, freilich war es dort viel undeutlicher«.

Nachdem jetzt der abweichenden Auffassung Marcus' über die Greilschen Kiemenuntersuchungen von 1905 und 1906 gedacht ist, will ich noch Greils spätere Untersuchungen (1908) über dieselbe Frage etwas näher besprechen.

Obgleich, wie gesagt, zurzeit der Text über die Kiemenentwicklung bei *Ceratodus* und *Triton* noch nicht vorliegt, lassen doch die sehr sorgfältig ausgeführten Figuren und kurze Andeutungen in einer anderen Arbeit (1912, S. 364) erkennen, daß er auch hier dieselben Ansichten wie früher (1906) vertritt.

Von der Entwicklung des *Ceratodus* zeigen uns Fig. 8 und 4 Tafel LXXVI —LXXVII, daß auch bei diesem Tier die Sinnesschicht des Ectoderms von entodermalen Zellen total verdrängt wird. Den Unterschied der beiden Schichten sieht man aus dem verschiedenen Dottergehalt derselben.

Nebst *Ceratodus* wird noch *Triton alpestris* in bezug auf die Kiemenentwicklung genau dargestellt. Da ich auch selbst ein wenig dieselbe Art untersucht habe, will ich näher auf Greils Abbildungen eingehen und schon jetzt meine abweichende Meinung betreffend diese Art hervorheben.

Fig. 1 (Tafel LXXVIII—LXXIX) ist ein frontaler Längsschnitt, durch den Kiemendarm eines Embryos aus dem Stadium 13 (nach Bambeke) quer durch die Visceralbögen geführt. Fünf Schlundfalten sind vorhanden und diese berühren das Ectoderm. Nur die 2. und 3. Schlundfalte haben ihre distalen Zellen etwas unter das Ectoderm vorgeschoben, sonst sind noch alle Kiemenbogen lateral nur vom Ectoderm begrenzt. Es handelt sich hier um ein junges Stadium, welches noch keine sichtbaren Kiemen hat. Ich habe ein ähnliches untersucht und finde etwa dasselbe, was Greil abbildet. Nur ist die Feststellung der Grenzen der verschiedenen Schichten außerordentlich schwer wegen des großen Dotterreichtums, was auch aus Greils Abbildung hervorgeht. *Bombinator* ist in dieser Hinsicht günstiger.

Wichtiger für unsere Frage ist schon Fig. 2, ein Querschnitt durch den ventrolateralen Abschnitt des Hyoid- und ersten Branchialbogens eines Embryos aus Stadium 14 (Bambeke). Hier sieht man, wie die 2. Schlundfalte nur caudal, die 3. aber sowohl caudal wie oral Zellen unter das Ectoderm vorgeschoben hat. Deshalb ist der Hyoidbogen lateral von einem zweischichtigen Ectoderm begrenzt, der erste Kiemenbogen dagegen von einem einschichtigen Ectoderm (Deckschicht) und von den vorgeschobenen Entodermzellen, die die Sinnesschicht des Ectoderms verdrängt haben. Das Bild ist als solches ganz klar. Es fragt sich aber nur, ob auch alle Schnitte durch die betreffende Kiemenanlage dasselbe Verhältnis der beiden Schichten zeigen. Diese Frage ist entscheidend. Unbeantwortet bleibt aber auch die Frage, ob die Deckschicht sich wirklich nur passiv verhält, oder ob sie eine aktive Rolle spielt.

Fig. 4 zeigt einen frontalen Längsschnitt durch den Kiemendarm, quer durch die Visceralbögen eines Embryos mit bereits deutlich hervortretenden Kiemenanlagen (Stadium 14). Hier besteht das Ectoderm in allen drei Kiemenanlagen nur aus der Deckschicht und unter dieser liegen vorgeschobene Entodermzellen, die sehr dotterreich sind. Ich habe auch ein gleiches Stadium von *Triton alpestris* untersucht und finde etwa ähnliche Bilder wie Fig. 4 bei Greil. Doch muß ich hervorheben, daß ich ebensowenig bei Greils Fig. 4 wie bei

meinen entsprechenden Präparaten überzeugt bin, daß die Sinnesschicht des Ectoderms wirklich total verdrängt wird. Entodermale Zellen dringen wohl in die Kiemenanlagen hinein, die genaue Feststellung der Grenzen der Schichten ist aber sehr schwer, was aus GREILS Abbildung auch deutlich hervorgeht. Dabei braucht diese gar nicht tendenziös zu sein. Mehr überzeugend wirken schon Fig. 5 und 6. Die erste ist ein Längsschnitt durch ein Kiemenstämmchen des zweiten Branchialbogens eines Embryos aus dem Stadium 17 (BAMBEKE), die zweite durch den Kieferbogenfortsatz eines ähnlichen Embryos. Der Kieferbogenfortsatz sieht aus wie ein Kiemenfaden, ist aber sonst sicher eine rein ectodermale Bildung, weil er unabhängig von den Schlundfalten entsteht. Sowohl der Kieferbogenfortsatz, wie die Kieme haben ein Epithel, bestehend aus zwei Zellschichten. Nach den Abbildungen sind diese beiden Zellschichten in den beiden Organen verschieden, was dadurch bedingt ist, daß in der Kieme die innere Schicht entodermal, in dem Kieferbogenfortsatz dagegen ectodermal ist. Die entodermalen Zellen enthalten noch Dotterkörnchen, die ectodermalen keine. Ich habe keine ähnlichen Stadien untersucht und kann folglich über die Richtigkeit der Abbildungen nichts sagen. Auch hier möchte ich hervorheben, daß die Sache erst dann klar ist, wenn alle Schnitte durch die betreffende Kiemenanlage dasselbe Verhältnis zwischen Ecto- und Entoderm zeigen.

Die übrigen Bilder, Fig. 7—11, in welchen GREIL den Unterschied zwischen Ectoderm und Entoderm, hauptsächlich durch das Verhalten der Dotterkörnchen in anderen Gebieten des Kopfes zeigt, mögen richtig sein. Sie sprechen auch dafür, daß man die beiden Schichten wenigstens stellenweise auseinanderhalten kann. Die Kiemenfrage ist aber allein damit noch nicht gelöst.

Wenn ich auch die Auffassung GREILS über die Bedeutung des Entoderms für den Aufbau der Kiemen bei *Triton* nicht für vollkommen richtig halten kann (ich setze voraus, daß er seine bereits 1906 aufgestellte Ansicht aufrecht halten will), so muß ich ihm darin recht geben, daß entodermale Zellen in die Kiemenanlagen vorgeschoben werden. Man darf also nicht ohne weiteres die Urodelenkiemen für rein ectodermal halten. Der Umstand, daß die Kiemen sich entwickeln, bevor die Kiemenspalten geöffnet sind, beweist nichts gegen einen Anteil des Entoderms am Aufbau der Kiemen.

Leider habe ich die Kiemenfrage bei *Triton* experimentell gar nicht weiter bringen können, da ich nur Mißerfolge mit meinen Operationen hatte.

3. Entwicklung des Epithels der ersten Kiemen bei *Bombinator*.

Nachdem wir die verschiedenen Ansichten der Autoren über die Vereinigung der Schlundfalten mit dem Ectoderm kennen gelernt haben, wollen wir uns mit der Differenzierung des Kiemenepithels der zuerst angelegten Kiemenfäden bei *Bombinator* beschäftigen.

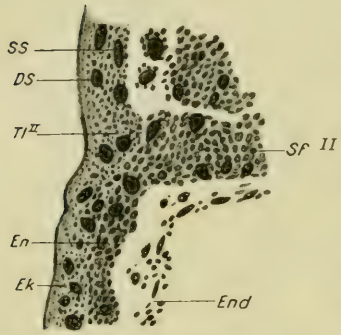
Ich gebe gern zu, daß die Grenze zwischen dem Ectoderm und

Entoderm an allen Präparaten nicht leicht zu sehen ist. Doch habe ich von *Bombinator* mehrere Serien von verschiedenen Entwicklungsstadien, welche eine sichere Deutung ermöglichen.

Wie schon erwähnt, schiebt sich auch meiner Ansicht nach bei *Bombinator* das Entoderm unter das Ectoderm, wie Fig. 12 es darstellt.

Wie die entscheidenden Stellen bei starker Vergrößerung aussehen, darüber geben uns Fig. 15 und 16 Auskunft. Das erste Bild zeigt die Verschmelzung der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm.

Fig. 15.



Bombinator. Horizontalschnitt durch die Berührungsstelle der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm. Dasselbe Stadium wie Fig. 11. Man sieht, wie die sehr dotterreichen Entodermzellen sich caudal unter das Ectoderm verschoben haben. *En* Entoderm; *End* Endothelanlage; *Ek* Ectoderm; *DS* Deckschicht, *SS* Sinnesschicht; *Sf II* 2. Schlundfalte; *Tl II* 2. Taschenleiste. Vergr. $\times$ 290.

Beide Schichten enthalten noch Dotterkörnchen, aber das Entoderm viel reichlicher und größere. Das Mesoderm ist in der Umgebung des 1. Kiemenbogengefäßes ganz locker und enthält wenig Dotter. Das Endothel ist nicht deutlich entwickelt. Wie man aus dem Bilde sieht, ist das Entoderm caudal unter dem Ectoderm vorgeschoben. Das Ectoderm besteht noch aus den beiden Zellschichten.

In Fig. 16 sehen wir ein etwas älteres Stadium. Hier ist das Ectoderm überall vollkommen dotterfrei, dagegen enthält das Entoderm reichlich große Dotterkörnchen. Die distalen Enden der 5. und 4. Schlundfalte erreichen einander nicht in diesem Schnitt, sind aber deutlich gegeneinander verschoben. Dagegen hat eine Vereinigung der 4. und 3. Falte stattgefunden, und das Entoderm liegt als eine dünne einreihige Zellschicht unter dem Ectoderm, welches auch hier noch die beiden Schichten zeigt. Die Sinnesschicht ist doch stellenweise verdrängt. In der Höhe, wo der abgebildete Schnitt geht, besitzt der 1. Kiemenbogen keine entodermalen Zellen unter dem Ectoderm. Nur in mehr ventral liegenden Schnitten sind solche zu finden.

Wie aus dem oben Erwähnten hervorgeht, finde ich mit Greil bei *Bombinator* entodermale Zellen unter dem Ectoderm. Daß solche bei *Hypogeophis* nicht vorhanden sind, wie Marcus behauptet, mag zutreffen. Marcus hat aber auch, wie schon erwähnt, ver-

sucht, die bei den Anuren und Urodelen in den Kiemenanlagen auftretenden dotterhaltigen Zellen, die von GREIL als entodermale aufgefaßt wurden, anders zu deuten, indem er sie für eine ectodermale Wachstumskuppe erklärt. Sie wären nichts anderes, als ectodermale Zellen, die, um besser wachsen zu können, neuen Dotter in Form von Dotterkörnchen aufgenommen hätten.

Fig. 16.

Horizontalschnitt etwa durch die Mitte des 2. rechten Kiemenbogens einer *Bombinator*-Larve mit bereits deutlich hervortretenden Kiemenwülsten. Das Entoderm enthält noch sehr reichlich Dotter, das Ectoderm gar keinen. *En* Entoderm; *End* Endothel; *Ek* Ectoderm; *Kw II* 2. Kiemenwulst; *Sf III—V* 3.—5. Schlundfalte; *Tl III* 3. Taschenleiste. Vergr. ×330.

Ich kann diese Auffassung nicht für zutreffend halten, ganz besonders nicht bei *Bombinator*. Erstens finde ich mit GREIL solche dotterhaltige Zellen überall in der ersten Kiemenanlage, nicht nur in einer Wachstumskuppe. Zweitens zeigen diese Zellen einen ganz deutlichen Zusammenhang mit dem übrigen Entoderm, eine Erscheinung, die auch nach MARCUS (S. 708) für die Feststellung der Schichten sehr wichtig ist. Ferner habe ich gegen eine solche Deutung Bedenken physiologischer Natur. Wenn in diesen fertigen Zellen neue Dotterkörnchen auftreten, so müssen sie als eine Art Vorratsnahrung angehäuft werden. Eine analoge Erscheinung wäre

dann z. B. das Ansammeln von Fett in tierischen Zellen oder von Stärke in pflanzlichen. Eine solche Anhäufung von Dotterkörnchen kann natürlich nur durch eine Auflösung und dann folgende Kondensation des Materials stattfinden und ist folglich mit großem Energieverlust verbunden. Solche Vorgänge kommen vor bei Organen, die lange in Ruhe bleiben. Ich kann nicht einsehen, daß die Natur hier so verschwenderisch mit Energie wäre, daß sie in den außergewöhnlich schnell wachsenden Kiemen auf einem Umwege einen großen Vorrat von Dotterkörnchen anhäufte, um ihn wieder schleunigst aufzulösen, denn in der Tat verschwinden ja diese Körnchen wieder sehr schnell. Auch ist nirgends zu sehen, daß die Zellen erst dotterarm sind und dann wieder dotterreich werden. — Deshalb halte ich das Argument Greils, daß man in den Kiemen die Entodermzellen durch ihren Dottergehalt einige Zeit von den Ectodermzellen unterscheiden kann, für einleuchtend. Ich werde auch später bei der Besprechung des experimentellen Teiles viele unzweideutige Beweise dafür anführen. Wenn ich auch insofern mit Greil einverstanden bin, daß ich einen Anteil des Entoderms an der ersten Kiemenbildung bei *Bombinator* (und *Triton*) zugebe, bin ich doch über die Bedeutung desselben anderer Ansicht. Wie schon erwähnt, will Greil dem Entoderm die Hauptrolle zuschreiben, das Ectoderm soll nur als eine dünne Schicht passiv mitgeschleppt werden (1905b, S. 459, 1906a, S. 268). Meine hiervon abweichende Auffassung habe ich hauptsächlich durch Experimente gewonnen und glaube, daß bei *Bombinator* diese allein ganz bindend sind. Doch möchte ich schon jetzt, ehe ich auf diese eingehe, hier auf einige Sachen hinweisen, die ich anders als Greil auffasse.

Untersuchen wir die erste Entwicklung der Kiemenfäden, so ist zu finden, daß die Blutgefäße anfangs (Fig. 12 und 16) vom Mesoderm, einer einzelligen Entodermschicht und einem zweischichtigen Ectoderm umgrenzt sind.

Bei der fertigen Kieme aber haben wir es nur mit dem Endothel und einer einzelligen Ectodermschicht (Fig. 19) zu tun. Folglich müssen normalerweise wenigstens drei Zellschichten verdrängt werden. Das lockere Mesoderm verschwindet zuerst, und das Endothel legt sich dicht an das Entoderm (Fig. 16). Dann aber kommt die schwierige Frage. Nach Greil wird die Sinnesschicht vollständig verdrängt und hat für die Kiemenbildung keine besondere Bedeutung. Ich sehe bei *Bombinator* Anfangsstadien, wo das Entoderm und die beiden Ectodermschichten nebeneinander liegen (Fig. 15).

Dann scheint die Sinnesschicht des Ectoderms wirklich zuerst zu verschwinden, denn man sieht nur zwei Zellreihen, von denen die innere Dotterkörnchen enthält. Eine ganz einwandfreie Feststellung der Tatsachen gelingt hier schwer. Die Zellen der Sinnesschicht sind schon vorher so klein, daß nur der Kern deutlich hervortritt. Werden nun gegen diese Ectodermzellen die großen dotterreichen Entodermzellen gepreßt, so wird es schwer, die beiden Schichten auseinanderzuhalten. Man kann leicht Kerne der Sinnesschicht für Entodermkerne halten. Ich glaube, daß sich überall die Sinnesschicht ziemlich lange erhält. Wenn auch Greil darin recht hätte, daß die Sinnesschicht im allgemeinen früh verschwindet, so trifft dies sicher nicht überall gleichzeitig ein. Ich finde ganz besonders in der Spitze der Kiemenanlagen die beiden Ectodermschichten deutlich vorhanden, auch in Stadien, in welchen mehr proximal die Sinnesschicht anscheinend verdrängt ist. Daß eine in der Kiemenspitze zurückgebliebene Sinnesschicht für das Wachstum der Kieme nicht belanglos ist, liegt auf der Hand.

4. Entwicklung des Epithels der ersten (äußeren) Kiemen bei *Rana fusca*, *R. esculenta*, *Bufo vulgaris* und *Hyla arborea*.

Bei *Bombinator* liegen die Verhältnisse so kompliziert, daß man nicht ohne weiteres die Greilsche Auffassung als ganz unrichtig feststellen kann. Das gelingt erst experimentell, wie wir später sehen werden. Dagegen bieten die anderen, von mir untersuchten Anuren schon ein viel einfacheres Bild, obgleich auch hier das Experiment erst die völlige Entscheidung bringt. Daß Greil zu seiner Auffassung über die große Bedeutung des Entoderms in der Kiemenontogenese durch Untersuchungen bei *Triton* wie auch *Bombinator* gekommen ist, ist mir noch sehr verständlich. Solange ich nur histologisch *Bombinator* allein untersuchte, war ich anfangs fast bereit, ihm vollständig recht zu geben. Dagegen ist mir nicht mehr ganz verständlich, daß er nach Untersuchungen über die Entwicklung der sog. äußeren Kiemen bei *Rana esculenta*, und ganz besonders bei *Rana fusca*, an der hauptsächlich entodermalen Natur dieser Kiemen ausdrücklich festhält (1905b, S. 459).

Diese beiden Arten unterscheiden sich, soviel ich sie untersucht habe, eben in dieser Hinsicht recht erheblich von *Bombinator*. So finde ich, daß bei *Rana fusca* die dorsal gelegenen sich zuerst ent-

wickelnden sog. äußeren Kiemen in allen drei Reihen fast rein ectodermal sind. Die Schlundfalten erreichen das Ectoderm erst ventral von diesen Kiemen, so daß nur in ihren proximalen und ventralen Teilen etwas Entoderm vorhanden ist.

Sehr deutlich sieht man, wie das Ectoderm in den Kiemen zweischichtig, aber viel dünner als sonst am Kopfe ist. Daß es sich wirklich nur um Ectoderm handelt, sieht man ohne weiteres, indem der allmähliche Übergang des gewöhnlichen Kopfectoderms ins Kiemenectoderm auf demselben Schnitt zu verfolgen ist. Sobald entodermale Zellen hinzustoßen, wird das Bild ganz anders.

Komplizierter und etwas anders wird die Sache, wenn wir die Anlagen der mehr ventral liegenden sog. inneren Kiemen eines Kiemenbogens untersuchen. Hier berührt das Entoderm das Ectoderm. Die Entwicklungsvorgänge hier werden wir in einem späteren Zusammenhang näher besprechen.

Bei *Rana esculenta* liegen die Verhältnisse annähernd ähnlich wie bei *Rana fusca*. Die erst angelegten Kiemen (äußeren) auf den zwei ersten Kiemenbogen sind ectodermal. Auch hier berühren die Schlundfalten das Ectoderm erst ventral von diesen Kiemen. Dagegen enthalten die Anlagen der später entstehenden ventralen (inneren) Kiemen entodermale Zellen.

Bei *Hyla arborea* ist die Unterscheidung zwischen Ecto- und Entoderm anfangs sehr schwer. Später gelingt es besser, weil das Ectoderm früh vollkommen dotterfrei wird, das Entoderm dagegen seine Dotterkörnchen länger behält. Schon in den zuerst sichtbaren Kiemenanlagen der zwei ersten Kiemenbogen liegen unter dem Ectoderm einige Entodermzellen. Eine so feste Entodermschicht wie bei *Bombinator* ist hier nicht vorhanden. Am Aufbau der später entstehenden ventralen (inneren) Kiemen wird entodermales Material gebraucht.

Bufo vulgaris, den ich vorläufig weniger eingehend untersucht habe, verhält sich etwa wie die beiden *Rana*-Arten. Das Unterscheiden zwischen Ecto- und Entoderm ist verhältnismäßig schwer.

5. Entwicklung der hintersten (6.—8.) Schlundtaschen.

Über die erste Entwicklung der Schlundfalten haben wir noch kurz folgendes zu bemerken. Es ist von verschiedenen Forschern, Greil (1904, 1905a, 1906b), Marcus (1908), Makuschok (1911, 1912), festgestellt, daß sich bei den Amphibien noch eine 6. und sogar eine 7. Schlundfalte bildet. Die 6. scheint bei allen untersuchten Arten vorhanden zu sein, die 7. nur bei den Gymnophionen. Nach Marcus' Angaben (S. 703) soll bei *Hypogeophis* sogar vorübergehend eine 6. Schlundspalte sich öffnen, während die 7. Schlundfalte das Ectoderm nicht

erreicht und sich bald zum ultimobranchialen Körper umwandelt. Bei den Urodelen (*Triton*, *Salamandra*, *Siredon*, *Necturus*) ist die 6. Schlundtasche deutlich entwickelt und erreicht vorübergehend das Ectoderm (Greil, Makuschok). Eine Spalte entsteht nicht wie bei *Hypogeophis*. Auch bei den Anuren (*Rana fusca*, *escul.*, *Bufo vulg.*, *variabilis*, *Bombinator*, *Pelobates*) kommt eine 6. Schlundtasche zum Vorschein. Diese ist sehr rudimentär. Die Falte ist ganz klein und bleibt vom Ectoderm weit entfernt. Sie ist nur ganz kurze Zeit vorhanden und wandelt sich nach Greil (1905b, S. 484) zum ultimobranchialen Körper um.

An meinen Präparaten habe ich bei *Triton alpestris* die 6. Schlundtasche deutlich gesehen, bei *Bombinator* weniger deutlich. Da ich von den anderen Arten keine ganz vollständigen Entwicklungsserien habe, kann ich nichts Bestimmtes über das Vorhandensein einer 6. Falte sagen. Wegen ihrer rudimentären Beschaffenheit kann man sie wohl leicht übersehen.

Im Zusammenhang mit dem Schicksal der rudimentären hinteren Schlundfalten steht noch die Frage nach dem Ursprung der Lungen. Es ist von Goette (1875) die Hypothese aufgestellt, daß die Lungen bei *Bombinator* aus dem letzten Schlundtaschenpaar, seiner Vermutung nach aus dem 6., hervorgegangen sind. Später (1904) begründet er seine Ansichten in dieser Frage noch weiter. Für eine Ableitung der Lungen aus den caudalsten Schlundspalten oder wenigstens aus dem Kiemengebiet des Entoderms sind auch Spengel (1904, S. 745) und Oppel (1904, S. 147) eingetreten. Dagegen vertritt Greil (1905, 1906) eine abweichende Ansicht. Er sieht bei den Anuren (1905a, S. 628, 1905b, S. 487) die Lungenanlagen an als von den hintersten Schlundfalten vollkommen unabhängige Bildungen. — Für die Goettesche Lungentheorie tritt wiederum Marcus (S. 728) ein. Bei *Hypogeophis* komme danach erst die 8. Schlundfalte in Betracht, da man über das Schicksal der 7 vordersten unterrichtet ist. Neuerdings (1911, 1912) hat wiederum Matuschok die Frage in Angriff genommen und vertritt nach minutiösen Untersuchungen an *Triton* und *Pelobates* die Goettesche Ansicht gegen Greil.

Soviel ich an meinen Präparaten die Entstehung der Lungenanlagen verfolgt habe, gewinne ich den Eindruck, daß eine gewisse Ähnlichkeit zwischen diesen und den Schlundfalten anfangs vorhanden ist. Doch möchte ich als meine Auffassung hervorheben, daß die Lösung der Frage sicher nicht aus der Amphibienontogenese zu gewinnen ist. Wir haben es hier mit cänogenetischen Erscheinungen zu tun, auf welche kein allzu großer Wert zu legen ist. Wenn die Lungen auch nichts mit den Schlundfalten zu tun hätten, so geht ja schon aus ihrer Lage hervor, daß sie sich als paarige, schlundfaltenähnliche Ausstülpungen des Darmes hinter den letzten Schlundfalten entwickeln können. Die Entscheidung in dieser Frage hat in erster Linie die vergleichende Anatomie, wohl unter Berücksichtigung der Ontogenie, zu liefern.

6. Äußere Entwicklung der verschiedenen Kiemenformen.

a) Vorbemerkungen.

Nachdem wir die erste Entwicklung der Schlundfalten und ihre Vereinigung mit dem Ectoderm sowie die Entstehung der ersten Kiemen verfolgt haben, wird es jetzt notwendig, zuerst die äußere Entwicklung sämtlicher Kiemen zu untersuchen, da hierin noch vieles

unaufgeklärt ist. Dann erst werden wir uns mit der histologischen Differenzierung der später auftretenden Kiemen beschäftigen.

Es werden allgemein von den Autoren [Goette (1875), Boas (1882), Maurer (1888), Naue (1890), Clemens (1894) und Gegenbaur (1901)] bei den Anuren zwei Formen von Kiemen unterschieden, sog. äußere und innere.

Aus praktischen Gründen muß ich hier diese in der Literatur eingebürgerten Namen »äußere« und »innere« Kiemen gebrauchen. Daß sie nicht besonders zutreffend sind, ist schon von Gegenbaur (1901) und Greil (1906a) hervorgehoben. Die Schwierigkeit, diese Namen recht gebrauchen zu können, wird um so größer, als es sich herausstellt, daß die beiden Arten von Kiemen in einigen Fällen nach der alten Auffassung nicht zu unterscheiden sind. Ich werde in zweifelhaften Fällen zu dem Namen »äußere Kiemen« noch das Wort »hinfällige« hinzufügen, damit betonend, daß es sich um Kiemen handelt, die schon lange vor der Metamorphose atrophisch werden. Den Ausdruck »innere Kiemen« werde ich mit dem Wort »bleibende« ergänzen, um hervorzuheben, daß diese Kiemen durch das ganze Larvenleben erhalten bleiben und erst bei der Metamorphose zugrunde gehen.

Die äußeren Kiemen entstehen nach den Autoren an den drei ersten Kiemenbogen direkt aus den Kiemenwülsten, verzweigen sich und bleiben einige Zeit sichtbar. Bald werden sie aber von der Opercularfalte, die von vorn nach hinten wächst, bedeckt und geraten beiderseits in einen Peribranchialraum. Dort werden sie allmählich atrophisch. Gleichzeitig entstehen aber an jedem von den drei ersten Bogen, ventral von den ersten sog. äußeren Kiemen, zwei Reihen von neuen Kiemen, die sog. inneren. Solche Kiemen entwickeln sich noch auf dem 4. Kiemenbogen, der keine äußeren Kiemen besitzt. Die sog. inneren Kiemen werden mächtig entfaltet und halten sich das ganze Larvenleben durch. Sie gehen erst bei der Metamorphose zugrunde.

b) Rana fusca.

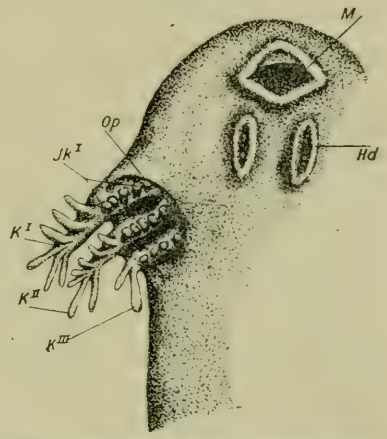
Am allergünstigsten ist bei den von mir untersuchten Arten die äußere Kiemenentwicklung von *Rana fusca* zu verfolgen. *Bombinator* wollen wir aus verschiedenen Gründen erst nachher berücksichtigen.

Wie alle Autoren berichten, kommen bei *Rana fusca* drei Reihen sog. äußerer Kiemen zum Vorschein. Die 3. Reihe, Fig. 17, die be-

deutend kleiner ist als die zwei ersten, entsteht etwas später als diese. Im Vergleich mit den anderen von mir untersuchten Anuren hat *Rana fusca* die entschieden größten äußeren Kiemen. Diese stehen anfangs ziemlich senkrecht zur Körperachse. Sie bestehen bei den zwei ersten Bogen aus einem kräftigen Hauptstamm mit einer Reihe Nebenäste. Die Opercularfalte entsteht verhältnismäßig spät und entwickelt sich langsam weiter.

Schon zu der Zeit, wo die erste Andeutung der Opercularfalte vorhanden ist, kann man auch die Anlagen der inneren Kiemen sehen.

Fig. 17.



Larve von *Rana fusca* mit fast fertigen äußeren Kiemen. Ventral von diesen sieht man die ersten Anlagen der inneren Kiemen. *Hd* Haftdrüse; *M* Mund; *KI—III* 1.—3. äußere Kiemenreihe; *JkI* 1. innere Kiemenreihe; *Op* Opercularanlage. Vergr. × 22.

Wie Fig. 17 zeigt, entstehen sie als kleine Höcker auf dem Kiemenbogen ventral von den äußeren Kiemen. Solange diese noch unbedeckt sind, entwickeln sich die Anlagen der inneren Kiemen langsam. Öffnet man den Peribranchialraum kurz nachdem er sich geschlossen hat, so sieht man unschwer unter dem binocularen Präparationsmikroskop, daß die äußeren Kiemen in Rückbildung begriffen sind. Gleichzeitig sind die inneren Kiemen gewachsen und stellen jetzt zwei Reihen fingerförmige Fortsätze auf den drei ersten Kiemenbogen dar. Sie haben eine lebhafte Circulation. An Schnittserien aus denselben Stadien kann man diese Erscheinungen auch gut wahrnehmen, besonders wie die äußeren Kiemenfäden stark zusammenschrumpfen und wie ihre Blutgefäße atrophieren.

c) Rana esculenta, Bufo, Hyla.

Nach meinen Beobachtungen vollzieht sich die Kiemenentwicklung bei *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris* und *Hyla arborea* nicht ganz ähnlich wie bei *Rana fusca*. Soviel ich sehen kann, entstehen bei *Rana esculenta* keine, bei *Bufo* ganz kleine äußere Kiemen auf dem 3. Kiemenbogen. Auch auf den zwei ersten Bogen sind sie kleiner als bei *Rana fusca*. Nach der literarischen Zusammenstellung von

Clemens (S. 126) scheint auch von älteren Autoren bei *Rana esculenta* die 3. äußere Kiemenreihe nicht bemerkt zu sein. Maurer dagegen (1888b, S. 180) findet drei Kiemenreihen, die 3. nur als einen einfachen fingerförmigen Faden. Es ist in der Tat schwer festzustellen, ob ein solcher Faden wirklich hinfällig ist oder sich weiter entwickelt. Bei *Bufo* besteht die 3. Kiemenreihe nach Clemens (S. 128) nur aus einem unverzweigten Faden. Diesen Befund kann ich bestätigen.

Kurz nach der Bildung des Peribranchialraumes finde ich, wie bei *Rana esculenta* und *Bufo*, eine Atrophie der äußeren Kiemen. Die inneren stehen noch als unverzweigte fingerförmige Fortsätze in zwei Reihen.

Bei *Hyla* sind die ersten Kiemen klein. Doch scheint die Größe mit der Temperatur des Wassers zu variieren (s. Kammerer, 1906). Nach Clemens' Angaben (S. 129) ist in der Literatur über die Form der *Hyla*-Kiemen wenig Sicheres bekannt.

Nach meinen Beobachtungen bildet sich zuerst auf den zwei ersten Kiemenbogen ein kurzer Kiemenfaden, der 3. Bogen ist anfangs ohne sichtbare Kiemen. Sehr bald werden die ersten Kiemen von der Opercularfalte bedeckt. Auch später sind die pigmentlosen, sehr kleinen Kiemen unter dem Präpariermikroskop nicht leicht zu unterscheiden. Zu den zuerst angelegten Kiemenfäden auf den zwei ersten Kiemenbogen gesellen sich bald auf allen drei Bogen mehr ventral kleine Anlagen, die sich nur langsam weiter entwickeln.

Ein durch die Form bedingter scharfer Unterschied zwischen »äußeren« und »inneren« Kiemen, wie z. B. bei *Rana fusca*, ist nicht zu sehen. Nur der Umstand, daß nach meinen Beobachtungen an Schnittserien die auf den zwei ersten Kiemenbogen am weitesten dorsal gelegenen Kiemenfäden bald atrophieren, spricht dafür, daß wir es hier mit äußeren, hinfälligen, Kiemen zu tun haben. Auf dem 3. Bogen scheinen nur innere, bleibende, Kiemen zu entstehen. Aus den anfangs wenig hervortretenden Anlagen entwickeln sich später große, innere Kiemen. Bei Larven, die kurz vor der Metamorphose standen, fand ich sie ähnlich angeordnet wie bei den übrigen Arten.

d) Bombinator.

Bombinator verhält sich in bezug auf die Kiemenentwicklung etwas anders als die oben beschriebenen Arten. Der Unterschied

wird besonders auffallend bei einem direkten Vergleich mit *Rana fusca*. Ich habe anfangs nur *Bombinator* untersucht und muß gestehen, daß ich damals den Unterschied zwischen sog. äußeren und inneren Kiemen nach den Angaben der Autoren und nach den Befunden bei meinem Objekt nicht verstehen konnte. Erst die Untersuchung von *Rana fusca* gab mir eine Erklärung dafür.

Die Entwicklung der *Bombinator*-Kiemen ist von GOETTE 1875 eingehend beschrieben. Da ich ihm aber in einem wichtigen Punkt nicht beipflichten kann, will ich erst authentisch seine Beschreibung der Vorgänge wiedergeben und dann meine abweichende Auffassung darstellen.

Über die erste Entwicklung der *Bombinator*-Kiemen schreibt GOETTE (S. 675—77):

»Sobald die Kiemenbögen nach außen vorgewölbt und ihre unteren, die äußeren Spaltmündungen enthaltenden Abschnitte ventral umgelegt sind, beginnen an ihrer von der Oberhaut überzogenen pigmentierten Außenfläche fingerförmige Fortsätze auszuwachsen, welche unter der Haut Bildungsgewebe mit je einer Gefäßschlinge des den ganzen Bogen durchziehenden Hauptgefäßes (Aortenbogen) enthalten. Diese ersten äußeren Kiemenfransen sind auf das laterale Ende der ventralen Kiemenbogenabschnitte beschränkt, was man aber erst bei einer gewissen Ausdehnung der letzteren und der von ihnen eingefaßten Kiemenspalten deutlich erkennt, sie stehen büschelweise, sind am ersten Kiemenbogen am längsten und nehmen bis zum dritten an Länge ab. Der vierte Kiemenbogen entwickelt solche Kiemen nicht.

Nachdem die Kiemendeckel vollendet sind, beginnen die in dem engen Kiemensacke eingeschlossenen Kiemenfransen zu atrophieren; dafür wachsen aber an den bis dahin freien medialen Abschnitten der Kiemenspalträndер neue und zwar verzweigte Kiemenfransen — bei den Fröschen sind auch die ersten verzweigt — nach außen hervor, welche kürzer als die ersten sind, aber dichter und nach der Ausdehnung der ganzen Spalten in längeren Reihen stehen.

Da jeder Rand eine Kiemenreihe trägt, so besitzen der 1. und 4. Kiemenbogen je eine, der 2. und 3. zwei Reihen. Ich bezeichne diese neuen Kiemen zum Unterschiede von den ersten, am lateralen oder oberen Ende jedes Kiemenbogens entspringenden als die medialen; die beiden Gruppen sind aber nach ihrem Ursprunge an der von der Oberhaut überzogenen Außenseite der Kiemenbögen durchaus gleichwertige Bildungen und können daher ohne Rücksicht

darauf, ob sie vom Kiemendeckel stets verdeckt werden oder nicht, um so mehr gleicherweise Außenkiemen genannt werden, als die Anurenlarven noch eine ganz andere Art von Kiemen besitzen, welche weder an der Außenseite des Körpers entstehen, noch an dieselbe hervortreten.«

Aus diesen Angaben Goettes geht hervor, wie schon Maurer (1888a, S. 330) hervorhebt, daß, was er *mediale* Außenkiemen nennt, nichts anderes sein kann, als sog. innere Kiemen der Autoren. Denn was er wieder unter inneren Kiemen bei *Bombinator* versteht, ist zuerst von Boas (S. 546) und später von anderen Autoren (Naue, F. Schulze) als Siebapparat, eine Bildung ohne respiratorische Funktion, bezeichnet worden.

Clemens (S. 125) macht Maurer den Vorwurf, daß er sich irrt, wenn er behauptet, daß die inneren Anurenkiemen auch nach Goette ectodermal sind. Dabei scheint er aber zu vergessen, daß Maurer (1888a, S. 330) mit Boas die inneren entodermalen Kiemen Goettes gar nicht für Kiemen, sondern für Siebvorrichtungen hält. Über die beiden Arten von Außenkiemen Goettes bei *Bombinator* berichtet Clemens: »Auch mir ist es trotz mehrfacher, lebhafter Bemühungen nicht gelungen, diese Gebilde makroskopisch oder mikroskopisch zur Anschauung zu bringen — vielleicht existieren sie ebenfalls nur kurze Zeit und ich habe nicht die richtigen Entwicklungsstadien benutzt.«

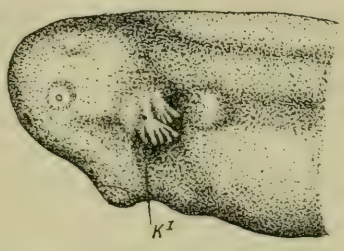
Die Angaben Goettes über die Entwicklung der zwei Arten Außenkiemen bei *Bombinator*, welche Kiemen in der Tat den sog. äußeren und inneren der Autoren entsprechen, kann ich in einem Punkt nicht für richtig halten. Ich finde nämlich nicht, daß die erste Art (die »äußeren«) dieser Kiemen, wie Goette behauptet, früh atrophieren. Hierin gerade unterscheidet sich *Bombinator* von den anderen untersuchten Anuren.

Über die erste Entwicklung der Kiemen bei *Bombinator* sei folgendes erwähnt: Anfangs treten nur die zwei ersten Kiemenwülste als niedrige Erhebungen hervor, der dritte ist noch undeutlich. Durch die schon jetzt auftretende Einschnürung des Körpers im Gebiet zwischen den Kiemen und den Vornierenknäueln kommt der später entstehende dritte Kiemenwulst nicht nur caudal, sondern auch mehr median von dem zweiten zu liegen und wird, von außen gesehen, von diesem teilweise bedeckt. Der erste Wulst liegt mehr ventral als der zweite. — Allmählich sprossen von dorsal nach ventral kleine Zapfen aus den Kiemenwülsten hervor. Erst sieht man zwei, dann

allmählich fünf auf dem ersten Bogen. Fig. 18 zeigt uns ein solches Entwicklungsstadium. Die Kiemenwülste, besonders der erste, sind etwas nach außen zu in die Länge gezogen und bilden eine Platte, von deren Außenwand die Kiemenanlagen hervorsprossen. Eine Circulation ist wahrnehmbar. Von jetzt an fängt sich auch die Opercularfalte an als eine kleine Hauterhebung oral von der ersten Kiemenreihe zu bilden.

Bei einem etwas älteren Stadium als Fig. 18 darstellt, bei welchem die Opercularfalte die Kiemen halb bedeckt hat, ist auch schon die dritte Kiemenreihe etwas entwickelt. Die erste Reihe besteht jetzt aus etwa 7—9 Kiemenfäden, von welchen die paar ventralsten noch kleiner sind als die übrigen. Ventral von diesen können noch 1 oder 2 neue Anlagen entstehen. Auch die 2. Reihe ist ähnlich beschaffen, hier sind noch 3—4 von den ventralen Fäden klein. Die Kiemenfäden sind in der Längsrichtung des Bogens etwas plattgedrückt (Fig. 19) und stehen in einer Reihe wie die Zähne eines Kammes. Einzelne Fäden können noch ihrerseits einfach verzweigt sein. Die Circulation ist sehr lebhaft.

Fig. 18.



Bombinator-Larve mit zwei Reihen Kiemen, in denen die Circulation bereits anfängt. K^I I. Kiemenreihe. Vergr. $\times$ 15.

Die ersten Kiemenfäden werden beträchtlich lang und treten, solange die Opercularfalte nicht ganz fertig ist, beiderseits durch die Atemöffnungen hervor. Ich finde sonst bei verschiedenen Exemplaren eine ganz erhebliche Variation in der Größe dieser Kiemen.

Hier ist allerdings in Betracht zu ziehen, daß es sich bei mir meistens um Tiere handelt, die auf der einen Seite durch eingreifende Operationen stark verändert waren.

Über den histologischen Bau eines solchen ersten Kiemenfadens gibt uns Fig. 19 Auskunft. Wir haben es hier mit einer Blutgefäßschlinge, die von einschichtigem Epithel umgeben ist, zu tun. In der Mitte, zwischen den beiden Schenkeln der Schlinge, ist etwas lockeres Bindegewebe

Fig. 19.

Querschnitt durch einen vollentwickelten ersten Kiemenfaden bei *Bombinator*. *End* Endothel; *Ep* Epithel; *Me* Mesoderm. Vergrößerung $\times$ 430.

vorhanden. Die plattgedrückte Form des Kiemenfadens hängt von den parallel laufenden Schenkeln der Blutgefäßschlinge ab.

Die ersten Kiemen behalten aber ihre Form ganz kurze Zeit unverändert, denn sie unterliegen sehr bald großen Veränderungen. Ihr Lumen verengt sich allmählich, die Wände werden dicker und man gewinnt fast den Eindruck, als würden sie sich in ein früheres Stadium zurückverwandeln. Daß es sich um keine Atrophie handelt, geht u. a. aus der Tatsache hervor, daß Kernteilungsfiguren sehr reichlich vorhanden sind. Bald entstehen auch überall kleine Knospen an den Fäden, wodurch diese sich zu verzweigen anfangen. Weder an Schnittserien, noch beim Untersuchen von Exemplaren in toto unter dem binokularen Mikroskop habe ich eine direkte Atrophie der ersten Kiemen wahrnehmen können, sondern ich konstatierte überall eine allmähliche Umwandlung derselben in die zweite Kiemenform, die durch ihre Büschelform charakterisiert ist. In meinen zahlreichen Serien von den verschiedensten Stadien habe ich nie das charakteristische Bild eines in Atrophie begriffenen Kiemenfadens, welches ich bei den übrigen Anuren sehe, bei *Bombinator* wiederfinden können.

Im fertigen Zustande sieht die zweite Kiemenform ganz anders aus als die einfache erstgebildete.

Ich glaube deshalb, daß die Auffassung Goettes so zustande gekommen ist, daß er auf die Zwischenstadien nicht genau geachtet hat. Er konnte sich folglich die komplizierte zweite Kiemenform aus der einfachen ersten Form schwer direkt herleiten. Deshalb nahm er an, daß diese total zugrunde ging, während jene sich aus ganz neuen Anlagen entwickelte. Die letzte Annahme ist, wie wir bald sehen werden, in der Tat teilweise richtig, weil später auf jedem Bogen zwei Kiemenreihen vorhanden sind.

Daß aber die erstgebildete Reihe von Kiemenfäden, deren Zahl etwa 7—10 ist, durch keine neuen Fäden ersetzt werden kann, geht daraus hervor, daß der letzte von diesen ersten Kiemenfäden so weit ventral entsteht, wie die Kiemenplatte sich erstreckt. In derselben Reihe ist folglich kein Raum für neue Kiemenfäden übrig.

Die direkte Verwandlung des unverzweigten ersten Kiemenfadens in die komplizierte zweite Kiemenform gibt uns einen Beweis für die morphologische Bedeutung des Ectoderms. Wie schon erwähnt, besteht der erste Kiemenfaden später aus einem einschichtigen Epithel und einer einfachen Capillarschlinge nebst etwas lockerem Bindegewebe. Wenn wir nicht dem Blutgefäß bei der Umwandlung die führende Rolle zuschreiben wollen, bleibt nichts anderes übrig,

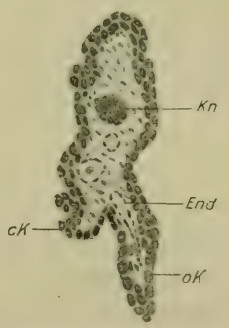
als das Epithel als das aktive Element zu bezeichnen. Nach dem, was wir über die Entwicklung dieser ersten Kiemen wissen, scheint es sich hier nur um die Deckschicht des Ectoderms zu handeln, weil die Sinnesschicht und das Entoderm anscheinend verdrängt sind. Doch muß dieses Epithel der Kiemenfäden im Vergleich mit der Deckschicht des Ectoderms der früheren Stadien als stark metamorphosiert bezeichnet werden.

Ich brauche hier nicht näher auf den äußeren Bau der sog. inneren Kiemen einzugehen. Diese sind bei *Pelobates fuscus* besonders eingehend von F. E. Schulze (1891) beschrieben worden.

Bei *Bombinator* finde ich bei älteren Larven, nachdem die Umwandlung der ersten Kiemen sich vollzogen hat, auf den drei ersten Kiemenbogen zwei Reihen, auf dem 4. eine Reihe baumartig verzweigte Kiemenbüschel. Ihre Zahl beträgt etwa 7—10, stimmt also mit der Zahl der erst angelegten Kiemenfäden überein. Auch ist die Lage der ersten und zweiten Kiemenform dieselbe, wenn man von kleinen, durch das Wachstum verursachten Verschiebungen absieht.

Der Umstand, daß wir es anfangs auf den drei ersten Kiemenbogen nur mit einer Kiemenreihe zu tun haben, später aber mit zwei, erklärt sich daraus, daß schon sehr früh neben den erst hervortretenden Kiemenanlagen, caudal von diesen, eine zweite Reihe von Kiemen sich bildet. Diese Kiemen treten anfangs äußerlich ganz zurück, werden aber dann allmählich größer. Ihre Entwicklung vollzieht sich etwa ähnlich wie diejenige der »inneren« Kiemen z. B. bei *Rana fusca*. Am besten verfolgt man den Vorgang an Totalpräparaten bei starker Vergrößerung; an Schnittserien ist es wegen der zahlreichen Kiemenfäden schwer, die verschiedenen Bildungen auseinanderzuhalten.

Fig. 20.



Querschnitt durch den 2. Kiemenbogen einer *Bombinator*-Larve mit halbbedeckten Kiemen. Man sieht die beiden auf demselben Bogen sitzenden Kiemenreihen. In der oralen Reihe ist der schon fertige Kiemenfaden nur proximal getroffen. In der caudalen Reihe ist nur die Kiemenanlage als eine epitheliale Knospe zu sehen. *End* Endothel; *cK* caudale Kiemenreihe; *oK* orale Kiemenreihe; *Kn* Knorpel. Vergrößerung $\times$ 93.

Schon bei einer *Bombinator*-Larve mit halbbedeckten Kiemen kann man die Anlagen der caudalen Parallelreihen sehen. Auf dem 1. und 3. Kiemenbogen sind sie anfangs kleiner, auf dem 2. dagegen deutlicher, in Form von kleinen Zapfen, Fig. 20.

In diesem Stadium sind auch die ventralsten Kiemenfäden der erst sich entwickelnden oralen Reihe noch sehr klein. Bei Larven, die seit 3—4 Tagen bedeckte Kiemen haben, sind die caudalen Kiemenreihen deutlich hervortretend und etwas verzweigt, wie auch schon die oralen, anfangs unverzweigten Kiemen. Am kleinsten ist zurzeit die caudale Reihe auf dem 1. Kiemenbogen. Später bestehen auf den drei ersten Kiemenbogen die beiden Kiemenreihen aus baumförmig verzweigten Stämmen, die miteinander alternierend, proximal ganz dicht zusammenhängen.

e) Vergleich der Bombinatorkiemen mit den anderen Anurenkiemen

Im Vergleich mit den anderen Anuren vollzieht sich nach der obigen Darlegung die Kiemenentwicklung bei *Bombinator* etwas eigenartig. Es fragt sich vor allem, welche sind hier sog. innere und welche äußere Kiemen?

Es ist von mehreren Autoren, Goette (für seine beiden Formen Außenkiemen) (1875), Boas (1882), Maurer (1888), Gegenbaur (1901) und Greil (1906), erklärt, daß die äußeren und inneren Kiemen homologe Bildungen sind. Clemens (S. 143) hat eine abweichende Auffassung.

Gegenbaur z. B. sagt (S. 239): »Diese inneren Kiemen stehen nichts weniger als in einem Gegensatz zu den äußeren. Wie ja die letzteren einfach durch das Umschlossenwerden von der Deckelmembran zu inneren wurden, so sind die gleich als innere Kiemen entstehenden nur das Produkt einer Fortsetzung desselben Vorganges, durch welchen die äußeren Kiemen sich bildeten.« Greil bemerkt zu dieser Frage (1906a, S. 271): ». . . nachdem die im Bereiche der dorsalen Drittel der Branchialbögen aufgetretenen Einzelkiemen bereits ihre volle Entfaltung erlangt haben, erfolgt ein Nachschub von Kiemen, indem an den frei gebliebenen ventralen Abschnitten der Kiemenbögen zwei alternierende Reihen von baumförmig sich verästigenden Kiemen entstehen, welche sich hinsichtlich der Genese ihres Epithels von den ersteren nicht unterscheiden und diesen unberechtigterweise als Innenkiemen gegenübergestellt wurden«. Nur ist hier zu bemerken, daß, während Gegenbaur die Kiemen für ectodermal hält, sie nach Greil entodermal sind.

Wie schon erwähnt, entstehen z. B. bei *Rana fusca* die inneren Kiemen als eine Doppelreihe, die äußeren als eine einfache Reihe. Ein Unterschied besteht noch darin, daß diese sehr früh total zugrunde gehen, während jene sich weiter entwickeln und bis zur

Metamorphose erhalten. Bei *Bombinator* dagegen treffen wir keine Kiemen, die vor der Metamorphose atrophiert werden. Halten wir an diesem Merkmal fest, dann besitzt *Bombinator* keine äußeren hinfälligen Kiemen. Die bei der älteren Larve auf drei Bogen befindlichen zwei Reihen büschelförmiger Kiemen sind ihrer Form nach ganz ähnlich wie die inneren, bleibenden Kiemen der anderen Anuren. Nur in ihrer Ontogenese unterscheiden sie sich von diesen dadurch, daß die orale Reihe auf jedem Bogen anfangs eine sehr große Ähnlichkeit mit sog. äußeren Kiemen hat und früher gebildet wird als die caudale Reihe. Diese Ähnlichkeit wird aber immer geringer, je mehr ventral in der Reihe liegende Kiemenfäden zum Vergleich genommen werden.

Der zwischen *Rana fusca* und *Bombinator* bestehende scharfe Unterschied in der Kiemenontogenese wird durch die anderen untersuchten Anuren etwas ausgeglichen. Schon bei *Rana esculenta*, *Rana agilis* (Clemens) und *Bufo* treten die äußeren Kiemen weniger deutlich hervor, als bei *Rana fusca*. Der 3. Kiemenbogen besitzt bei den zwei erstgenannten sogar keine äußeren, hinfälligen Kiemen.

Noch mehr verlieren diese Kiemen an Bedeutung bei *Hyla arborea*, wo sie ihrer Form nach kaum zu unterscheiden sind von den inneren, bleibenden Kiemen.

Bei *Bombinator* kommen die äußeren, hinfälligen, Kiemen als solche nicht zur Entwicklung. Sie werden aber dadurch ersetzt, daß die dorsalen Kiemenfäden der oralen Reihe der inneren bleibenden Kiemen anfangs ihre Form und Funktion übernehmen.

7. Entwicklung des Epithels der späteren (inneren) Kiemen.

Nachdem wir jetzt über die äußere Entwicklung der verschiedenen Kiemenformen orientiert sind, wollen wir zurück zu der Frage nach der Herkunft des Kiemenepithels, um dabei besonders die später sich entwickelnden Kiemen zu berücksichtigen.

Wie schon erwähnt, werden von den Autoren, mit Ausnahme von Clemens, die sog. äußeren und inneren Amphibienkiemen für homologe Bildungen gehalten. In der Literatur gibt es aber fast keine genaueren Angaben über die Entwicklung der inneren, bleibenden Kiemen. Greil z. B. (1906a, S. 271) erwähnt nur vorübergehend, daß sie sich hinsichtlich der Genese ihres Epithels von den äußeren nicht unterscheiden.

Nur Maurer geht etwas näher auf die Frage ein. Er berichtet,

nachdem die Kiemenspalten durchbrochen sind, über den Bau der Kiemenbogen bei *Rana esculenta* folgendes (1888 a, S. 331):

»Sie besitzen an ihrer äußeren Oberfläche einen schmalen ectodermalen Überzug, während die vordere und hintere Fläche der Bogen, welche die eigentlichen Spalten begrenzen, von Entoderm überzogen sind. Nun bilden sich die inneren Kiemenbüschel gerade in den Linien, in welchen Ecto- und Entoderm zusammenstoßen, resp. da, wo das Entoderm sich eine Strecke weit unter das Ectoderm eingeschoben hat. Da, wie gesagt, gerade an diesen Kanten, wo Ectoderm und Entoderm zusammenstoßen, die Kiemenbüschel (S. 332) auswachsen, so ist nicht zu entscheiden, ob bei ihrer Bildung, abgesehen von dem unterliegenden, die Gefäßschlingen tragenden Bindegewebe das ectodermale oder das entodermale Epithel die Hauptrolle spielt.

Für die Kiemen ist die Bildung aus dem Ectoderm deshalb wahrscheinlicher, weil sich die ersten Zapfen, als Anlage der späteren Büschel, nicht genau an die beschriebenen Kanten halten, sondern häufig gegeneinander vorrücken, so daß sie sich auf der Mitte der konvexen Oberfläche des Bogens, die vom Ectoderm überzogen ist, treffen. Man müßte, um ihre entodermale Bildung zu begründen, die Rückbildung des oberflächlichen ectodermalen Epithels nachweisen können, was hier nicht gelungen ist.«

Ich kann dieser Maurerschen Auffassung in einem Punkte nicht zustimmen, denn nach meinen Beobachtungen entstehen die ersten Anlagen der inneren Kiemen, die 4. Reihe ausgenommen (Fig. 17), genau in der Mitte der lateralen Wand der Kiemenbogen. Diese Stelle ist anfangs als der ventrale Teil der Kiemenwülste gekennzeichnet. Die Anlagen, die in Form von einer Reihe kleiner Zapfen zuerst hervortreten, teilen sich aber sehr bald, und es entstehen zwei Reihen solcher Zapfen. Sie liegen aber ganz dicht nebeneinander. *Bombinator* verhält sich, wie schon erwähnt, in dieser Beziehung etwas abweichend.

Daß die Anlagen der sog. inneren Kiemen vom Ectoderm bekleidet sind, wird von allen Autoren (Clemens ausgenommen) zugegeben. Unsicher bleibt jedoch immer, wie Maurer hervorhebt, und was auch Gegenbaur (S. 239) betont, ob nicht auch das Entoderm mitbeteiligt sein kann. Greil sieht überhaupt keinen Unterschied in der Bildung der sog. äußeren und inneren Kiemen und gibt folglich dem Entoderm auch hier die führende Rolle. Wir müssen also eine totale Verdrängung der Sinnesschicht des Ecto-

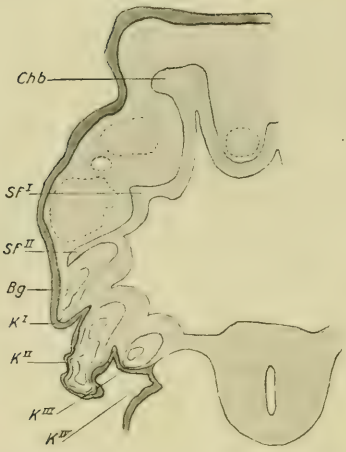
derms durch das Entoderm wahrnehmen können. Wie verhält es sich aber in der Tat? Nehmen wir z. B. *Rana fusca*. Ich habe früher hervorgehoben, dass die äußeren Kiemen fast ohne jede Beteiligung des Entoderms entstehen, daß aber dagegen in den ventralen Teil der Kiemenwülste, von welchem die sog. inneren Kiemen entstehen, entodermale Zellen eindringen. Der ventrale Teil jedes Kiemenwulstes ist aber anfangs in seiner Entwicklung weniger fortgeschritten, als der dorsale. Aus diesem entstehen die dorsalen äußeren Kiemen als eine direkte Ausbuchtung, wie Fig. 12, 13, 16 und 18 zeigen. Hier kann man also die Vorgänge, vor allem das Verhalten des Ento- und Ectoderms, durch die histologische Analyse einige Zeit verfolgen. Die Anlagen der mehr ventral entstehenden sog. inneren Kiemen sind aber anfangs wie kleine, mehr oder weniger solide Epithelzapfen, die sehr langsam sich entwickeln. Das Mesoderm ist anfangs am Aufbau dieser Kiemenanlagen nur mit wenigen Zellen beteiligt. Daß diese Zapfen vom Ectoderm bekleidet sind, steht fest. Ebenso zweifle ich nicht daran, daß auch entodermale Zellen in diese eingedrungen sind. Mit Greil aber festzustellen, daß das Entoderm hier die Sinnesschicht des Ectoderms verdrängt, wie es mehr dorsal anscheinend bei *Bombinator* geschieht, halte ich nicht für möglich. Meiner Ansicht nach spricht alles dafür, daß es so nicht geschieht. Bei den anderen Anuren liegen die Verhältnisse etwa ähnlich wie bei *Rana fusca*. Besonders gut sieht man bei *Hyla* längere Zeit vereinzelte Entodermzellen in den Anlagen der inneren Kiemen. Bei *Bombinator* entwickelt sich auf jedem Bogen die caudale Kiemenreihe nach dem Typus der inneren, bleibenden Kiemen. Die erst hervortretenden Fäden der oralen Reihe, die anfangs allein dominieren, entstehen dagegen wie die äußeren Kiemen. Doch wird auch hier der Unterschied nur ein gradueller, indem die mehr ventral entstehenden Fäden jeder Reihe sich in ihrer Ontogenese stark annähern.

8. Die 4. Kiemenreihe.

Etwas eingehender haben wir uns hier noch mit der Entwicklung der 4. inneren Kiemenreihe zu beschäftigen, die ganz abweichend von denjenigen auf den drei ersten Kiemenbogen entsteht. Sie wird spät angelegt und ist z. B. in Fig. 17 noch nicht sichtbar.

Untersucht man Horizontalschnitte (Fig. 21) von Stadien, bei welchen die Opercularfalte gerade angedeutet ist, so erkennt man schon genau die Stelle, wo die erste Anlage später sichtbar wird.

Fig. 21.

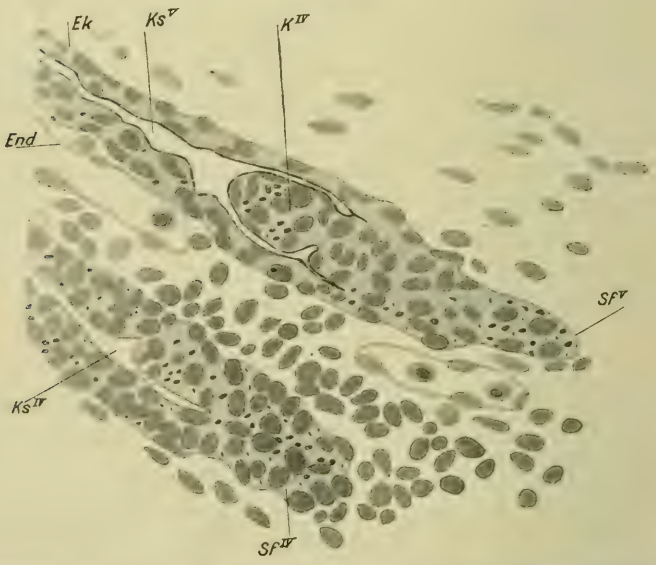


Horizontalschnitt durch die linke Kiemengegend einer *Bombinator*-Larve mit bereits anfangender Circulation in den Kiemen. *Bg* Blutgefäß; *Chb* Choanenbucht; *K I—IV* 1. bis 4. Kiemenreihe; *Sf I—II* 1.—2. Schlundfalte. Vergr. × 56.

Es ist dies die Gegend caudal von der Berührungsstelle der 5. Schlundfalte mit dem Ectoderm. In diesem Gebiet entsteht eine kleine solide Epithelknospe. Durch das Wachstum der oral liegenden 3. Kiemenreihe kommt sie bald in eine tiefe Einsenkung zu liegen, Fig. 22. Nachdem die 5. Kiemenspalte durchgebrochen ist, liegt diese Knospe weit median an der caudalen Wand dieser Spalte. Aus dieser anfangs kleinen knospenförmigen Anlage geht später die 4. Kiemenreihe, die aus einigen baumförmigen Fäden besteht, hervor.

Durch die histologische Untersuchung ist zu erkennen, daß am Aufbau dieser Kiemenanlage das Ectoderm hauptsächlich beteiligt

Fig. 22.



Horizontalschnitt durch die Anlage der rechten 4. Kiemenreihe bei einer *Bombinator*-Larve mit halbbedeckten Kiemen. *Ek* Ectoderm; *End* Endothel; *K IV* 4. Kiemenreihe; *Ks IV—V* 4.—5. Kiemenspalte; *Sf IV—V* 4.—5. Schlundfalte. Vergr. × 322.

ist, aber auch Entodermzellen von der 5. Schlundfalte sind vorhanden, Fig. 22. Welche Rolle aber die beiden Elemente bei der späteren Entfaltung der Anlage spielen, ist nicht direkt zu sehen.

Daß sich die Entwicklung der 4. Kiemenreihe ganz abweichend von den drei vordersten vollzieht, steht im Zusammenhang mit dem Fehlen einer 6. Schlundspalte. Das ganze Anlagematerial liegt nicht mehr wie sonst symmetrisch zwischen zwei Spalten, sondern befindet sich auf der caudalen Wand der 5. Spalte, wo es anfangs sehr wenig freien Raum zur Entfaltung hat.

Merkwürdigerweise kommt die 4. Kiemenreihe bei den Amphibien nur bei den Anuren zum Vorschein, obgleich bei den Urodelen und Gymnophionen der betreffende Kiemenbogen ontogenetisch viel deutlicher angelegt wird. Daß diese Formen überhaupt keine inneren Kiemen besitzen, erklärt noch nicht diesen Mangel der 4. Kiemenreihe. Dagegen besitzen die Dipnoerlarven nach Kerr (S. 196) vier Reihen äußerer Kiemen. Die hinterste Reihe gehört zum 4. Branchialbogen.

9. Bemerkungen über die Kiemengefäße.

Im innigsten Zusammenhang mit den Epithelien der Kiemenfäden entwickeln sich auch ihre Blutgefäße. Physiologisch betrachtet, bilden sie den wichtigsten Teil eines Kiemenfadens. Nach einigen Autoren (Dohrn, Moroff) sind sie sogar bei der Ontogenese von größter morphologischer Bedeutung. Ich habe in dieser Arbeit der Entwicklung der Blutgefäße keine eingehende Beschreibung gewidmet, da darüber schon vieles bekannt ist. In dem experimentellen Teil werde ich auf ihre Bedeutung für die Kiemenentwicklung etwas näher eingehen. Nur in einem Punkt möchte ich hier eine Erklärung geben. Es ist von Maurer (1888b, S. 180—188) nachgewiesen, daß bei den Anuren, entsprechend den zwei Kiemenformen, auch zweierlei Kiemengefäße vorkommen, und zwar sollen die Gefäße der sog. äußeren Kiemen gleichzeitig mit diesen atrophieren und durch die Gefäße der sog. inneren Kiemen ersetzt werden. Dieses trifft für die drei ersten Kiemenbogen zu bei Formen, die wirkliche äußere, hinfällige Kiemen auf allen diesen Bogen haben, z. B. *Rana fusca*. Bei *Rana esculenta* dagegen wird wohl kaum auf dem 3. Kiemenbogen ein sog. äußeres Kiemengefäß angelegt. Bei *Bombinator* existieren überhaupt nur innere, bleibende Kiemengefäße. Von diesen haben die erstangelegten große Ähnlichkeit mit den äußeren, hinfälligen Kiemengefäßen der anderen Anuren.

Sie unterliegen aber dann gleichzeitig mit den Kiemenfäden großen Veränderungen.

Wie für die Kiemen, so gilt auch für ihre Gefäße, daß der Unterschied zwischen sog. äußeren und inneren nur ein gradueller ist.

10. Bildung der Kiemenspalten.

Von der normalen Entwicklung der Kiemen ist noch zu berichten, wie der Durchbruch der Kiemenspalten stattfindet. Nach den Angaben der Autoren kommen bei den verschiedenen Amphibien verschieden viele offene Kiemenspalten zum Vorschein. Nur bei den Gymnophionen besteht das primitive Verhältnis, daß bei der Larve die 1. Spalte sich öffnet, denn nach Angaben von Marcus (S. 703) besitzt *Hypogeophis* ein wirkliches Spritzloch. Bei den Urodelen und Anuren unterliegt die erste Schlundfalte großen Veränderungen und es besteht während des Larvenlebens kein Spiraculum. Die 1. Falte löst sich sehr bald vom Zusammenhang mit dem Ectoderm ab und wird stark verdrängt, so daß nur dorsal ein etwas gebogener Strang als Tubaanlage übrig bleibt. Auf die Entwicklung dieser näher einzugehen brauche ich hier nicht, um so mehr, als eine vortreffliche Untersuchung von Spemann (1898) über die Tubaentwicklung bei *Rana temporaria* vorliegt.

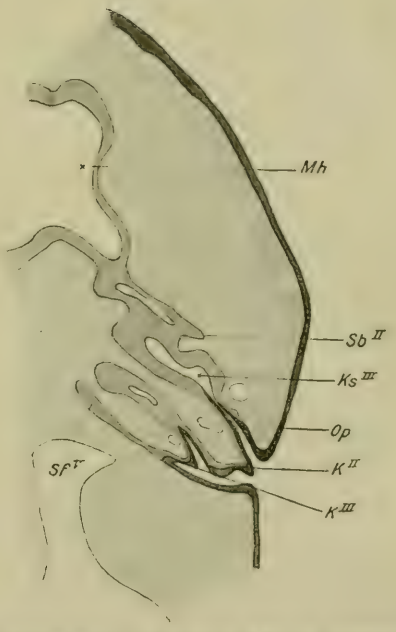
Die 1. Schlundspalte ausgenommen, öffnen sich bei den Anuren allgemein die vier folgenden. Über das Verhalten der 2. Schlundspalte finden sich bei den Autoren einige Kontroversen. Wie schon Gaupp (S. 11) hervorhebt, spricht F. E. Schulze (S. 14) bei *Pelobates fuscus* und Naue (S. 163) bei *Rana fusca* und *esculenta* nur von drei offenen Kiemenspalten. Die 2. Spalte bleibt unerwähnt. Mit Boas (1882), Maurer (1888a) und Gaupp (1904) konstatiere ich bei den beiden *Rana*-Arten vier Schlundspalten. Dasselbe betrifft auch *Bufo vulgaris* und *Hyla arborea*. Immerhin ist die 2. Schlundspalte, wenigstens bei den von mir untersuchten jüngeren Stadien, sehr eng, so daß sie keine große Bedeutung als Weg für das Atemwasser haben kann. Dies zeigt u. a. auch der Umstand, daß die Wände dieser Spalte keine Siebvorrichtungen, wie die der übrigen, besitzen.

Schon Goette gibt an (1875, S. 677), daß bei *Bombinator* die 2. Schlundspalte nicht zum Durchbruch kommt, indem die betreffende Schlundfalte sich vom Zusammenhang mit dem Ectoderm früh ablöst. Diesen Befund kann ich bestätigen. Anfangs ist die 2. Schlundfalte am kräftigsten entwickelt, aber schon zur Zeit, wo sich die 1. Kiemen-

anlagen bilden, wird sie distal immer dünner. Bei Larven mit halbbedeckten Kiemen ist der distale Teil nur als eine dünne Zellreihe erhalten und etwas später atrophiert sie vollständig. Die relativ tiefe 2. Schlundtasche endigt blind. Die anfangs deutliche 2. ectodermale Taschenleiste verschwindet.

Von den Schlundspalten öffnet sich zuerst die 3. und dann folgen die 4. und 5. Für die 2. Spalte ist es, bei den Arten, wo sie vorkommt, schwer, die Zeit des Durchbruches genau zu bestimmen, da das Lumen anfangs kaum sichtbar ist. Immerhin erfolgt dies später als bei der 3. Spalte. Anfangs sind die Schlundfalten ganz solid, und es besteht nur eine wenig tiefe Schlundtasche oder -furche, Fig. 9. Diese vertieft sich allmählich bis zum Ectoderm. Dies geschieht dadurch, daß die zwei Zellreihen (Fig. 16), aus welchen die Falte besteht, von innen nach außen zu, auseinandergehen. Wie schon erwähnt, bildet das Ectoderm an der Berührungsstelle mit der Schlundfalte eine dorsoventral gehende Leiste. Diese spaltet das distale Ende der Schlundfalte in einen oralen und einen caudalen Teil ab. Durch die Hervorwölbung der parallelen Kiemenwülste entstehen zwischen ihnen Vertiefungen wie kleine Täler, an deren Boden in der Längsrichtung genau in der Mitte die Kiemenleisten liegen. Diese Täler sind die sog. äußeren, ectodermalen Kiementaschen oder Furchen. Je mehr die Kiemenwülste sich nach außen ziehen, um so tiefer und schmäler werden diese äußeren Kiementaschen. Dabei findet aber kein aktives Eindringen des Ectoderms in die Tiefe statt.

Fig. 23.



Horizontalschnitt etwa durch die Mitte der rechten Schlundfalten einer *Bombinator*-Larve mit halbbedeckten Kiemen. *Mh* Mundhöhle; *K II—III* 2. bis 3. Kiemenreihe; *Ks III* 3. Kiemenspalte; *Op* Opercularfalte; *Sf II—V* 2.—5. Schlundfalte. Vergrößerung ×52.

In dem Stadium, in welchem die ersten Kiemenfäden deutlich hervortreten, beginnt der Durchbruch der 3. Spalte. Sobald die zwei Zell-

reihen der Schlundfalte auseinander gerückt sind und die innere Furche sich bis zum Ectoderm erstreckt hat, besteht nur eine dünne ectodermale Verschlußmembran, welche von der ursprünglichen Taschenleiste gebildet ist. Diese bricht dann bald durch, indem in der Mitte derselben die Zellen auseinandergehen. Die offene Spalte ist anfangs klein und entsteht etwa in der Mitte der Falte, breitet sich aber dann weiter dorsal und ventral aus.

Über das Verhalten des Ecto- und Entoderms zueinander in dem Stadium des Durchbruchs der Kiemenspalten gibt uns Fig. 23 Auskunft. In diesem Stadium kann man noch die beiden Schichten auseinanderhalten. Die Grenzen des Ectoderms in den offenen Schlundfalten sind durch den Pigmentgehalt deutlich zu erkennen. In unserem abgebildeten Schnitt ist die 1. Kiemenreihe nicht zu sehen. Sie liegt erst mehr ventral. Die 3. Spalte ist offen und weit nach innen mit Ectoderm bekleidet. Dasselbe betrifft auch die 4. Spalte, wenn auch davon in unserem Bilde wenig zu sehen ist. Die 5. Spalte ist noch geschlossen.

11. Bemerkungen über die spätere Differenzierung der Kiemenregion.

Nachdem die Kiemenspalten geöffnet sind, wird es bald unmöglich, die Grenzen zwischen dem Ectoderm und Entoderm zu bestimmen, denn beide gehen unmerkbar ineinander über. Wir haben es hier mit einer gleichartigen Verschmelzung des Ecto- und Entoderms zu tun, wie es sonst nur bei der Bildung des Mundes, des Afters und der Nasenöffnungen vorkommt.

Die ganze Kiemengegend wird nach der Öffnung der Kiemenspalten sehr stark verändert und außerordentlich kompliziert. Ganz besonders trägt dazu die Entwicklung der Siebvorrichtungen bei, die sowohl auf der oralen, wie caudalen Wand der 3.—5. Kiemenspalten entstehen. Sie sind ausschließlich entodermale Bildungen. — Da die spätere Entwicklung der Kiemenregion für unsere Frage nicht direkt in Betracht kommt, will ich darauf nicht näher eingehen, sondern verweise diesbezüglich auf die ausführliche Arbeit von F. E. Schulze.

Über die Entstehung der Opercularfalte sei hier noch folgendes bemerkt. Durch die sehr früh auftretende Opercularfalte, die von vorn nach hinten fortschreitend die Kiemen allmählich bedeckt, wird beiderseits ein Peribranchialraum gebildet. Dieser kommuniziert nach innen mit der Mundhöhle, bei *Bombinator* durch drei, bei den übrigen

untersuchten Arten durch vier Kiemenspalten. Nach außen führt beiderseits ein Atemgang. Diese vereinigen sich und endigen durch eine gemeinsame Öffnung, Spiraculum. Diese Öffnung liegt bei *Bombinator* median, bei *Rana*, *Bufo* und *Hyla* asymmetrisch auf der linken Seite. Über die Entwicklung des Peribranchialraumes bei *Bombinator* habe ich schon früher (Ekman, 1912, S. 586) kurz berichtet und nachgewiesen, daß er nicht nur durch eine am Hyoidbogen ansetzende Hautfalte, wie früher angenommen wurde, sondern auch durch Differenzierung der Haut der ganzen betreffenden Region gebildet wird.

V. Experimenteller Teil.

1. Vorbemerkungen.

Durch die experimentellen Eingriffe wird beabsichtigt, die beiden Keimblätter, das Ectoderm und das Entoderm, welche zusammen bei der normalen Entwicklung das Epithel der Kiemen zu bilden scheinen, entweder vollständig getrennt voneinander zu züchten, oder wenigstens eine Verlagerung derselben zustande zu bringen, wodurch typisch nicht zusammengehörende Teile in Berührung kommen. Der einfache Bau des Versuchstieres im Ausgangsstadium ermöglicht die Trennung der Keimblätter, und das ans Wunderbare grenzende Wundheilungsvermögen der embryonalen Gewebe gestattet nach der Operation eine ungestörte Entwicklung. Durch die vollständig getrennte Züchtung der Keimblätter ist zu erfahren, ob in jedem von denselben spezifiziertes Anlagematerial für die Kiemenbildung vorhanden ist, und inwiefern dieses zur Selbstdifferenzierung fähig ist. Die Verlagerungsversuche sind besonders geeignet, Auskunft über correlative Entwicklungsvorgänge zu geben.

Da durch meine Experimente hauptsächlich die Differenzierungen des Ectoderms verfolgt werden, sei hier einer Äußerung von Spemann (1907, S. 33) gedacht, in welcher Untersuchungen wie die meinigen, vorausgesehen werden.

Sie lautet:

»Noch überraschender nun als die gegenseitige Unabhängigkeit zwischen Nerv und Muskel, Nerv und Sinnesorgan, Muskel und Skelet während ihrer ersten Entwicklung wäre es, wenn auch die Haut nicht immer einfach der mitwachsende Überzug wäre, wenn vielmehr auch ihr in manchen Fällen genau abgewogene Wachstumstendenzen innewohnten, vermöge deren sie unter Umständen auch

ohne ihren Inhalt eine normale Ausgestaltung erreichen könnte. Es wird nicht schwer sein, mittels der entwickelten Technik der embryonalen Transplantation diese Frage in zahlreichen Fällen zu lösen.«

Die Besprechung meiner experimentellen Untersuchungen erfolgt in mehreren Abteilungen. Ich schicke zuerst einige Kapitel voraus, die zwar nicht die Hauptergebnisse bringen, aber doch bestimmte Voraussetzungen schaffen, deren Kenntnis für das wichtigste Kapitel, Drehung des Kiemenectoderms, nötig erscheint. Das erste, hier zu behandelnde Kapitel, steht eigentlich nur indirekt in Beziehung zu unserem Hauptproblem und stellt auch deshalb nur eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse dar.

2. Über die erste Entwicklung der Kopfnerven und des Labyrinths.

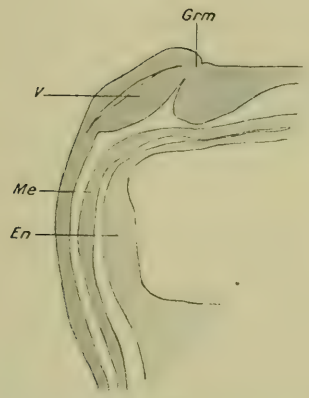
Die Entstehung der Kopfnerven und des Hörbläschens verdient hier zuerst einige Aufmerksamkeit, obgleich diese Organe in keinem direkten Zusammenhang mit der Kiemenentwicklung stehen. Sie sind aber insofern von Interesse, als ihre Anlagen in der Nähe der Kiemen, vom Ectoderm sich bilden. Dadurch werden sie bei Transplantationen des Kiemenectoderms oft mitgenommen und entwickeln sich weiter in ihren normalen Lagebeziehungen zu den Kiemen. Man kann folglich die Nerven und das Hörbläschen einigermaßen als Kriterien für die Abgrenzung des verlagerten Ectoderms und für die Lage aller seiner Derivate benützen. Auch als ein experimenteller Beitrag zum Problem der ersten Entstehung der Kopfnerven und des Hörbläschens mögen folgende kurze Mitteilungen, so fragmentarisch sie auch sind, nicht ohne Interesse sein.

a) Entwicklung der Kopfnerven.

Die außerordentlich umfassende Literatur über die Nervenentstehung einzeln zu berücksichtigen, kann nicht in den Rahmen dieser kurzen Erwähnungen fallen. Ich verweise diesbezüglich auf die zusammenfassende Arbeit von Neumayer (1906) in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Dieser Autor faßt die damaligen Kenntnisse von der Entstehung der Kopfnerven in folgenden Worten kurz zusammen (S. 570): »So viel läßt sich aber aus der Gesamtheit der Arbeiten über die Entwicklung der Kopfnerven bei allen Vertebraten mit Sicherheit entnehmen, daß dem Ectoderm in dem Gebiete des Kopfes durch Bildung von Placoden, die mit den Kopfnerven in Verbindung treten, eine bedeutend größere Rolle an

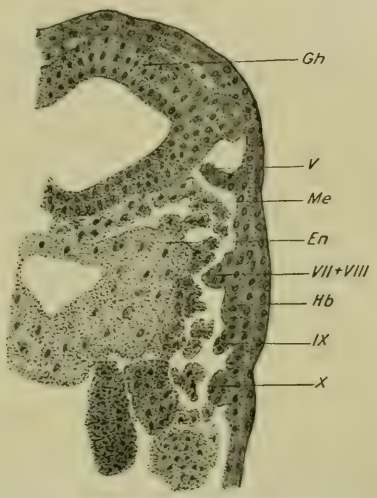
dem Aufbau der Ganglien wie Nerven zufällt als in der Region des Rückenmarks, wenn auch eine ausschließliche Bildung gewisser Kopfnerven (Beard) aus placodenartigen Bildungen nicht als sichergestellt betrachtet werden kann.« Was speziell die Anuren anbetrifft, so geht aus Cornings Untersuchungen (1899, Fig. 13—15) hervor, daß die Nervenplacoden von Anfang an in Verbindung mit der Medullarplatte stehen. Sie bilden eine direkte Fortsetzung

Fig. 24.



Querschnitt durch die Trigeminusanlage einer *Rana esculenta*-Larve mit offenem Medullarrohr (nach Cornings Fig. 13). *En* Entoderm; *Grm* Grenze der Medullarplatte; *Me* Mesoderm; *V* Trigeminusanlage. Vergr. × 62.

Fig. 25.



Horizontalschnitt durch den Kopf einer *Bombinator*-Larve in der Höhe der Hörbläschenanlage kurz nach der Schließung des Medullarrohres. *En* Entoderm; *Gh* Gehirn; *Hb* Hörbläschenanlage; *Me* Mesoderm; *V* Trigeminusplacode; *VII + VIII* Facialis-Acusticusplacode; *IX* Glossopharyngeusplacode; *X* Vagusplacode. Vergr. × 63.

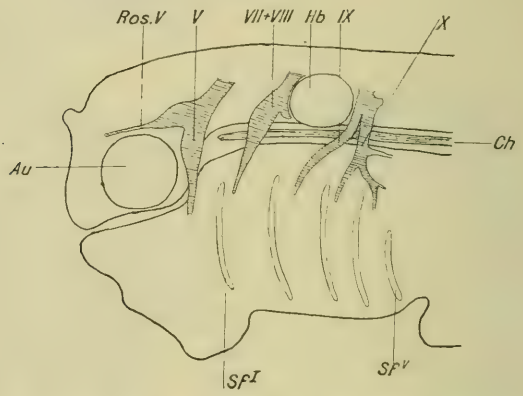
derselben. Ich gebe hier Cornings Fig. 13 etwas vereinfacht wieder, Fig. 24.

Aus dieser geht hervor, daß die Nervenplacode V (dasselbe betrifft auch die Nerven VII—X) unmittelbar mit der offenen Medullarplatte zusammenhängt und aus der Sinnesschicht der Haut entsteht.

Ich habe über die erste normale Entwicklung der Nerven wenig Beobachtungen gemacht, da meine, für andere Zwecke angefertigten Präparate hauptsächlich Larven umfassen, die dazu zu alt sind. Einige horizontalgeschnittene Serien von *Bombinator* aus dem Stadium, in welchem das Medullarrohr sich schließt, zeigen deutlich die Nervenplacoden teilweise noch in Verbindung mit dem Ectoderm.

In Fig. 25 gebe ich einen Horizontalschnitt durch ein solches Stadium in der Höhe der Hörbläschenanlage wieder. (Vergleiche damit Cornings Fig. 7.) Oral liegt die Trigeminusplacode, caudal von dieser die Facialis-Acusticus-, die Glossopharyngeus- und die Vagusplacode. Die VII + VIII-Placode bleibt dauernd mit der Hörbläschenanlage in Verbindung. Verfolgt man an der horizontal geschnittenen Serie die Placoden in dorsaler Richtung, so wird es schwer, ihr dorsales Ende genau festzustellen. Bei der Trigeminusplacode sehe ich deutlich eine direkte Verbindung mit dem Gehirn,

Fig. 26.



Etwas schematisierte Rekonstruktion des Gehirns, der Kopfnerven und des Munddarmes einer *Bombinator*-Larve mit bereits sichtbaren Kiemen. *Au* Auge; *Ch* Chorda; *Hb* Hörbläschen; *Sf I*—*V* 1.—5. Schlundfalte; *Ros. V* Ramus ophthalmicus sup. V; *V* Trigeminus; *VII* + *VIII* Facialis-Acusticus; *IX* Glossopharyngeus; *X* Vagus.

bei den übrigen ist sie undeutlicher, aber auch sehr wahrscheinlich.

Noch schwieriger ist die genaue Feststellung des ventralen Endes jeder Placode. Querschnitte von passenden Stadien, die hier am besten geeignet wären sichere Auskunft zu geben, besitze ich vorläufig nicht in genügender Menge. In meinen Horizontalschnitten entsteht der Anschein, als ob jede ectodermale Placode ventral direkt in das Mesoderm, aus welchem der betreffende Kiemenbogen entsteht, überginge. Die Frage, wie es sich damit in der Tat verhält, will ich jedoch damit nicht beantworten. Manche Autoren — ich nenne Neumayer (1906), Greil (1912) — sprechen im Anschluß an A. Dohrns Selachierarbeiten von einer Art Meso-Ectoderm, damit die Schwierigkeit hervorhebend, die beiden Schichten auseinanderhalten zu können. Corning dagegen unterscheidet in seinen Abbildungen immer Ecto-

und Mesoderm voneinander und grenzt die Nervenanlagen ventral deutlich ab. Dasselbe ergibt sich aus meinen Experimenten.

Die weitere Differenzierung der Nervenanlagen läßt sich einige Zeit verhältnismäßig leicht verfolgen. In Fig. 26 gebe ich eine etwas schematisierte Rekonstruktion der Nerven einer *Bombinator*-Larve im Stadium, in welchem die ersten Kiemen bereits angelegt sind. Diese Form der Nerven scheint sich wenigstens anfangs (3—10 Tage) nur ganz langsam zu verändern. Sie hängen mit dem Gehirn deutlich zusammen und sind verhältnismäßig dick und kurz. Ihr ventrales Ende wird plötzlich sehr dünn und die weitere Verfolgung desselben in den Schnitten wird sehr schwer. Der Nervus facialis und N. acusticus sind ganz im Zusammenhang miteinander und liegen dicht an der oralen Wand des Hörbläschens. Auch Nervus glossopharyngeus und Vagus sind proximal vereinigt.

Über die erste Entwicklung der genannten Kopfnerven habe ich durch meine Experimente folgendes feststellen können. In vielen von den Fällen, in welchen das Kiemenectoderm verlagert wurde, erfolgten auch Verlagerungen der Nerven. So habe ich bei den Drehungsversuchen (s. Kap. 6) sehr oft eine Teilung der Kopfnerven erzeugt. Entweder sind alle Nerven (V—X) oder nur vereinzelte von ihnen geteilt. Öfters betrifft dies Nervus VII + VIII, die dann mit dem Hörbläschen zusammenhängen.

Nach einer Teilung der Anlage liegt dorsal in der normalen Lage nur der proximale Teil der betreffenden Nerven im Zusammenhang mit dem Gehirn, ventral findet sich, und zwar um 180° gedreht, der distale Teil. Beide zusammen entsprechen etwa der Größe des normalen Nerven. Es ist, als hätte man den fertigen normalen Nerv scharf abgeschnitten und die fertigen Teile verlagert.

In Wirklichkeit wurde jedoch der Eingriff vorgenommen, ehe irgendetwas von distinkten Nerven sichtbar war. In den verschiedenen Fällen kann das proximale Stück lang und das distale kurz oder umgekehrt das proximale kurz und das distale lang sein. Es variiert dies ganz beliebig, je nach der Durchschneidungsstelle der ectodermalen Anlage.

Bei Versuchstieren, welche kurz nach der Drehung des Ectoderms fixiert wurden, liegen die gedrehten Nerven noch ganz dicht an diesem oder stehen sogar als Placode mit demselben in Verbindung. Später rücken sie in die Tiefe und werden weit verdrängt von ihrer Entstehungsstelle.

Verlagerungen der Nerven oder von Teilen derselben bekomme

ich schon nach Operationen, die im I. Stadium ausgeführt sind. Auch später, im II. und III. Stadium vorgenommene Verlagerungen des Ectoderms geben etwa dasselbe Resultat.

Mit dem, was bis jetzt über die Entstehung der Nerven aus Ectodermplacoden bekannt ist, lassen sich auch meine Ergebnisse in Einklang bringen. Die Drehung der Nerven erfolgt einfach dadurch, daß mit dem Ectoderm die Anlagen derselben, die Placoden, gedreht werden.

Wenn die Operation im I. Stadium ausgeführt wird, so werden mit dem Ectoderm die Nervenplacoden verlagert, ehe man sie noch mikroskopisch erkennen kann. Da aus dieser Placode oder aus Teilen derselben ein Nerv oder dessen Teile entstehen nach Ausschaltung und also ohne Mitwirkung des Gehirns, so können wir daraus so viel schließen, daß in den zur Zeit der Operation vorgebildeten Placoden die Anlage des Nerven (was seine erste Differenzierung betrifft) virtuell enthalten und zur Selbstdifferenzierung fähig ist. Bindend gilt dies bei meinen Experimenten nur für den distalen Teil der Placoden, der abgetrennt vom Gehirn sich weiter entwickelt, also von dort keinen Nachschub von Zellen erhalten kann. Der proximale, mit dem Gehirn typisch zusammenhängende Teil dagegen könnte wohl von diesem beeinflußt werden oder sogar durch Wanderung von Zellen später Baumaterial erhalten. Für die Selbstdifferenzierungsfähigkeit jeder Zelle der Nervenplacode im Operationsstadium spricht der Umstand, daß die Teilstücke derselben, welche vom Gehirn abgetrennt, sich von selbst weiter entwickeln können, ganz beliebig groß sind.

In den gedrehten Nerven, welche nur aus dem Ectoderm des Ausgangsstadiums stammen, ist auch das typische ventrale Ende anscheinend regelmäßig, woraus zu schließen ist, daß auch dessen Entwicklung vom Ectoderm allein bestimmt wird.

Vom Gehirn aus erfolgt, wenigstens in den von mir beobachteten ersten Entwicklungsstadien (bis etwa 14 Tage), keine Regeneration eines als Anlage (Stadium I) weggenommenen Nerven.

Erfolgt die Operation erst im II. oder III. Ausgangsstadium, so sind die Nervenanlagen schon mikroskopisch zu erkennen, wenn auch die histologische Differenzierung sehr gering ist. Jedenfalls geht auch aus diesen Operationen hervor, daß jeder Teil der Nervenplacode sich anfangs unabhängig vom Gehirn in typischer Weise differenziert.

Meine Beobachtungen über die erste Entwicklung des ectoder-

malen Anlagematerials der Nerven V—X durch Selbstdifferenzierung stehen in Einklang mit den Ergebnissen von Harrisons (1908, S. 843) Explantationsversuchen. Nach diesen sind die Zellen der Nervenplacoden spezifiziert, schon bevor eine sichtbare Differenzierung derselben stattgefunden hat; sie können durch Selbstdifferenzierung Nervenfasern erzeugen. Auch für die Zellen der Anlage des Zentralnervensystems ist von Harrison (1908) und Braus (1911) dieselbe Fähigkeit nachgewiesen.

Die Drehungen der Nerven stehen auch in Übereinstimmung mit den Befunden Spemanns (1912b, S. 42) über die Entwicklung gedrehter Hirnteile. Nach ihnen ist auch hier das Anlagematerial schon sehr früh spezifiziert. Wird in Stadien, in welchen das Medullarrohr offen ist, ein Teil der Hirnanlage gedreht, so entwickelt sich dieser durch Selbstdifferenzierung normal weiter, unabhängig von seiner Umgebung.

Man könnte aus der oben erwähnten Tatsache, daß die Nerven aus ihrem Anlagematerial anfangs in loco entstehen, zu der Ansicht gelangen, daß ein Auswachsen dieser überhaupt nicht stattfindet. Es handelt sich aber bei diesen Versuchen nur um die erste Anlage des fertigen Nerven. Die Verbindung mit den Endorganen fehlt noch vollständig. Wie diese zustande kommt, darüber sagen die obigen Experimente noch nichts. Daß in späteren Stadien ein erhebliches Auswachsen und eine Transformation von Nerven stattfindet, ist experimentell von Harrison (1904, S. 141) für den Nervus lateralis Vagi und von Braus (1905, S. 474, 1906b, S. 525) für verschiedene in transplantierte Extremitäten einwachsende Nerven nachgewiesen.

b) Entwicklung des Labyrinths.

Über die erste Entwicklung des Hörbläschens seien hier kurz einige experimentell erzeugte Befunde erwähnt. Die rein deskriptive Literatur ist bekanntlich sehr umfassend. Auch experimentell ist die Ontogenie des Labyrinthes untersucht von Streeter, O. Levy und Spemann (1910). Näheres über Literatur und Kontroversen findet sich bei Spemann. Ich möchte hier nur Stellung zu der Frage nehmen: Ist das Anlagematerial, das offene Hörgrübchen, ein harmonisch-äquipotentielles System (nach Driesch 1909, S. 84) oder nicht?

Das Anlagematerial des Hörbläschens liegt bekanntlich bei den Anuren in der Sinnesschicht des Ectoderms. Eine bestimmte Stelle

derselben verdickt sich, trennt sich von der Deckschicht ab und verwandelt sich allmählich in ein geschlossenes Hörbläschen, welches sich von der Haut lostrennt.

Im I. Stadium meiner Versuchstiere sieht man kaum Andeutungen dieser Differenzierung, im III. Stadium wird das Bläschen eben geschlossen und vom Ectoderm abgetrennt.

Bei der Ablösung des Kiemenectoderms wurde (oft ohne näher darauf zu achten) in sehr vielen Fällen die ganze Anlage des Hörbläschens oder Teile desselben mitgenommen und an einen fremden Ort verpflanzt. Gewöhnlich wurde das abgetrennte Ectoderm in der Gegend der Hörbläschenanlage durchschnitten (s. Fig. 35). Alle Verpflanzungen und Teilungen des Anlagematerials, vom I. Stadium an, gaben etwa dasselbe Resultat. Ohne näher auf spezielle Fälle einzugehen, will ich hier nur kurz eine Zusammenfassung meiner Beobachtungen geben. Ein total entferntes Hörbläschen wird nicht durch Regeneration ersetzt, auch nicht in den Fällen, in welchen auf der betreffenden Seite kein verpflanztes sich befindet. Wenn das Anlagematerial in zwei Teile geteilt ist und diese an verschiedene Stellen verpflanzt sind, so entstehen zwei Hörbläschen. Die Größe dieser zusammengenommen entspricht der Größe des normalen Hörbläschens. Im Vergleich miteinander können sie dagegen ganz beliebig wechseln, je nach der Verschiedenheit der Teile, in welche das Anlagematerial getrennt ist. Auch drei isolierte Hörbläschen, aus derselben Anlage entwickelt, habe ich in einigen Fällen beobachtet. Sie waren dann alle entsprechend kleiner. Die weitere Differenzierung solcher geteilten Hörbläschen vollzieht sich insofern atypisch, als sie später große Defekte aufweisen. Was aber in einem Bläschen fehlt, ist in dem anderen vorhanden. Das betrifft sowohl die Canales semicirculares, das Sinnesepithel, als auch in besonders auffallendem Maß den Ductus endolymphaticus. In sehr vielen Fällen ist die Hörbläschenanlage so getrennt worden, daß an der normalen Stelle nur der Ductus endolymphaticus übrig geblieben ist, während der übrige Teil anderswohin verpflanzt worden ist. Daß gerade eine solche Trennung oft eintrifft, erklärt sich daraus, daß die Schnitte horizontal durch das Ectoderm geführt sind. Diejenigen Zellen, welche den Ductus endolymphaticus bilden, liegen in der Anlage am meisten dorsal. Das Ectoderm dorsal von der Schnittlinie bleibt unberührt, dasjenige ventral davon wird abgelöst.

Alle meine Beobachtungen bestätigen, für das von mir benutzte Material, vollständig die von Spemann (1910, S. 456) aufgestellte Be-

hauptung, daß im Hörgrübchen die Anlagen für die Hauptteile des häutigen Labyrinthes, die aus ihm hervorgehen, virtuell enthalten und der Selbstdifferenzierung fähig sind.

Das Anlagematerial ist kein harmonisch-äquipotentielles System (nach Driesch).

Spemann hat seine Versuche mit *Rana esculenta* gemacht. Meine Untersuchungen dagegen umfassen außer *Rana esculenta* mehrere Fälle von *Bombinator*, wie auch vereinzelte von *Hyla*, *Rana fusca* und *Bufo vulgaris*.

3. Ersatz von Kiemenectoderm durch Rumpfectoderm.

Um zu prüfen, welche Veränderungen in dem typischen Entwicklungsgang eintreten, wenn das ursprüngliche Kiemenectoderm durch beliebiges ersetzt wird, habe ich folgenden Versuch gemacht. Das gesamte Kiemenectoderm wurde bei einem Tier vorsichtig als ein viereckiges Stück aufgehoben. Von einem anderen Tier (Spender), möglichst ähnlichen Entwicklungsgrades, wurde ein entsprechend großes Stück Ectoderm von der caudalen Rumpfgegend losgeschnitten, von etwa daran anhaftenden Mesodermzellen sorgfältig gereinigt und als Ersatz für das weggenommene Kiemenectoderm des ersten Tieres (Empfänger) eingeheilt.

Bei *Bombinator* habe ich insgesamt 36 homoplastische Transplantationen mit Rumpfectoderm vorgenommen, davon 17 im I., 13 im II. und 7 im III. Stadium. Bei *Rana fusca* ist die Zahl der Versuche 21, davon 9 im I., 10 im II. und 2 im III. Stadium. Auch bei *Rana esculenta* und *Hyla* habe ich vereinzelte Versuche gemacht. Alle diese Experimente ergaben dasselbe Resultat. Es entstanden nie Kiemen.

Ich habe bei *Bombinator* in ein paar Fällen das transplantierte Ectodermstück sogar von Keimen, bei denen die Medullarplatte kaum angedeutet war, genommen, als Ersatz für das Kiemenectoderm bei älteren Larven (im I. Stadium) gebraucht und doch das negative Resultat erhalten. Das gleiche geschah in einem anderen Fall, in welchem das Kiemenectoderm im III. Stadium durch Bauchectoderm aus dem I. Stadium ersetzt wurde.

Das transplantierte Stück heilt sehr schnell ein; äußerlich sieht das Versuchstier anfangs wenig verändert aus. Aber je weiter die Entwicklung fortschreitet, um so deutlicher wird der Unterschied zwischen der operierten und der nichtoperierten Seite des Kopfes.

Fig. 27 zeigt ein Versuchstier 2 Tage nach der Operation, welches rechts durch das Operculum halbbedeckte Kiemen hat, während links weder von Kiemen noch vom Operculum etwas vorhanden ist; die Haut der ganzen Kiemengegend ist vielmehr fast glatt.

Bei Versuchstieren, welche einige Stunden nach der Operation an Schnittserien untersucht wurden, ist der Unterschied zwischen der operierten und der nichtoperierten Seite kein allzu großer. Die Schlundfaltenanlagen sind fast normal und für ihre spätere Entwicklung scheinen keine hemmenden Ursachen vorzuliegen. Auch einige 2 Tage nach der Operation untersuchte Exemplare haben auf der operierten Seite noch annähernd regelmäßige Schlundfalten, obgleich keine direkte Berührung mit dem Ectoderm stattfindet, wie auf der normalen Seite. Bei allen älteren Versuchstieren sind aber die Schlundfalten zurückgebildet; keine von ihnen berührt das Ectoderm. Folglich entstehen auch keine Schlundspalten. Auch die Arterienbogen sind oft zurückgebildet. Das ganze Kiemengebiet wird später überhaupt sehr stark deformiert.

Fig. 27.

Nr. 17(11). *Bombinator*-Larve 2 Tage nach dem Ersatz des Kiemenectoderms durch Bauchectoderm im I. Stadium. Rechts bereits halbbedeckte Kiemen. Vergr. × 14.

Die totale Unterdrückung der Bildung der Kiemenspalten und der Kiemenfäden bei den erwähnten Versuchen muß in erster Linie auf das indifferente Verhalten des transplantierten Ectoderms zurückgeführt werden. Man könnte auch als Ursache annehmen, daß bei der Operation die Schlundfalten beschädigt werden oder daß irgendwelche andere durch den operativen Eingriff geschaffenen Umstände die normale Entwicklung verhindern. Dies kann gewiß in vereinzelten Fällen zutreffen. Aus meinem verhältnismäßig umfassenden Material glaube ich aber den Schluß ziehen zu können, daß dies unmöglich immer der Fall war. Denn technisch ganz ähnlich ausgeführte Ersetzungen des Kiemenectoderms zeigen, daß das operative Eingreifen nicht allein für sich eine Kiemenbildung verhindert.

Die Kiemenentwicklung vollzieht sich ganz typisch, wenn das normale Kiemenectoderm vollständig lospräpariert und dann wieder in der ursprünglichen Lage eingeheilt oder wenn dasselbe durch ein entsprechendes Stück Kiemenectoderm eines anderen Tieres ersetzt wird.

Aus den obigen Versuchen geht also hervor, daß das caudale Rumpfectoderm aus dem I. Stadium und allen älteren außerstande ist, Kiemen zu bilden oder überhaupt an der typischen Entwicklung der Kiemenregion direkt teilzunehmen, wenn es in die dafür typische Lage gebracht wird.

Über die Rolle des Entoderms bei der Kiemenbildung sagen diese Versuche nichts Positives aus. So viel geht nur aus ihnen hervor, daß die Schlundfalten in diesen speziellen Versuchen (Rumpfectoderm) nicht imstande sind, das fremde Ectoderm zu beeinflussen.

Wenn das Entoderm bei der Kiemenbildung wirklich eine solche Rolle spielt, wie Greil (1905b, 1906a) annimmt, so wäre doch hier zu erwarten, daß es auch in Verbindung mit dem fremden Ectoderm Kiemen bilden könnte. Aus meinen negativen Befunden dürfen wir aber nicht jede formative Reizwirkung der Schlundfalten auf das Ectoderm bei der Kiemenbildung in Abrede stellen.

Dasselbe, was hier über die Unfähigkeit des Entoderms, das fremde Ectoderm zur Kiemenbildung anregen zu können, gesagt ist, betrifft auch das Mesoderm oder am nächsten die Kiemengefäße. Ist man nämlich mit Dohrn (1884) und Moroff (1904) geneigt, in den Gefäßen den Hauptgestaltungfaktor bei der Kiemenbildung zu erblicken, so wäre doch zu erwarten, daß sich in meinen Fällen Kiemen bilden sollten. Die Anlagen der Blutgefäße sind anfangs ganz typisch. Sie können aber hier gegen das indifferente Verhalten des transplantierten Ectoderms nichts ausrichten; ihre typische Entwicklung unterbleibt.

(Zusatz während der Korrektur. Die hier erwähnten negativen Befunde wurden durch später gemachte positive Befunde, bei welchen aus fremdem Ectoderm Kiemen entstanden, ergänzt. Siehe hierüber den Nachtrag am Schluß dieser Arbeit.)

4. Über die Entwicklung der Kiemenregion nach Entfernung der Schlundfaltenanlagen.

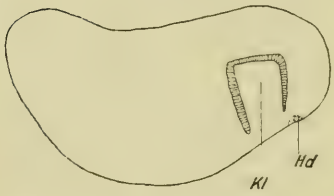
Um die Selbstdifferenzierungsfähigkeit des Ectoderms zu studieren, habe ich Versuche gemacht, bei welchen beabsichtigt war, dieses unverletzt in seiner ursprünglichen Lage zu lassen, das Entoderm dagegen zu entfernen. Um das zu erreichen, habe ich zwei Methoden angewendet.

I. Methode. Es wurde bei einer jungen Larve (Fig. 28) auf der rechten Seite die Mundhöhlenwand durch drei Schnitte zertrennt

und der so begrenzte Lappen zurückgeklappt. Durch die entstandene Öffnung wurde das Entoderm von der linken Seite der Kiemenregion mit der Glasnadel herauspräpariert. Dabei versuchte ich, die Anlagen sämtlicher Schlundfalten möglichst genau zu entfernen. Es gelang nur, das Entoderm in kleinen Portionen wegzukratzen; dabei wurde auch das zwischen Ecto- und Entoderm liegende Mesoderm beschädigt und größtenteils auch entfernt.

Das entfernte Entoderm wurde dann durch ein entsprechend großes Stück Ectoderm ersetzt. Dies geschah, um zu verhindern, daß durch Regeneration oder Verschiebungen später das Entoderm das kiemenbildende Ectoderm hätte berühren können. Das Ectodermstück wurde, mit der Außenfläche nach der Mundhöhle zu, eingelegt und einige Minuten durch geeignete Glasinstrumente in seiner richtigen Lage angepreßt, damit es wirklich festklebte. (Dieser sehr schwierige Versuch gelang in vielen Fällen wirklich gut.)

Fig. 28.



Bombinator-Larve im II. Stadium. Die Mundhöhle durch drei Schnitte geöffnet. *Hd* Haftdrüse; *Kl* Klappe, die aufgehoben wird, um Zugang zur Mundhöhle zu gewinnen. Vergr. × 13.

Dann wurde die auf der rechten Körperseite angebrachte Klappe geschlossen und durch Druck mit Glasstreifen wieder eingeheilt.

II. Methode. In anderen Fällen wurde die Operation ähnlich begonnen, wie oben beschrieben (Fig. 28), nur wurde links in der Kiemengegend operiert, und zwar bloß ein großes Ectodermstück durch drei Schnitte getrennt, dann von der Unterfläche lospräpariert und nach unten zurückgeklappt. Das unterliegende Meso- und Entoderm wurde dann auf allen vier Seiten durchschnitten und völlig entfernt. Auf die innere Seite des zurückgeklappten Ectodermstückes wurde ein etwas kleineres Stück Bauchectoderm einer anderen Larve festgeklebt und schließlich die ganze Klappe wieder zugeheilt.

Es ist klar, daß so gewaltige Eingriffe, wie die oben beschriebenen, nicht immer ohne Schaden für das Versuchstier verlaufen. Von 48 auf diese Weise operierten *Bombinator*-Larven starben binnen einem Tage 30. Von den 18 überlebenden konnte ich einige mehr als 10 Tage am Leben halten. Doch wurden die meisten schon 2—4 Tage nach der Operation fixiert, weil sie sonst allem Anschein nach bald zugrunde gegangen wären.

Von den 18 in Betracht kommenden Operationen wurden 3 ausgeführt im Stadium I, 8 im Stadium II und 7 im Stadium III.

Nicht alle sind einwandfrei gelungen, indem das Entoderm in einigen Fällen unvollständig entfernt wurde. Folgende Fälle seien hier kurz erwähnt:

Versuchstier Nr. 143 (1911).

Operation im Stadium I, Methode I, fixiert nach 3 Tagen.

Es bildeten sich beiderseits Kiemen. Auf der linken Seite waren sie kleiner. Bei der Fixierung waren zwei getrennte Atemöffnungen vorhanden.

Die histologische Untersuchung zeigt, daß links alle Schlundfalten voll-

Fig. 29.

Nr. 143(11). Horizontalschnitt durch die Kiemengegend einer *Bombinator*-Larve 3 Tage nach der Entfernung der entodermalen Mundhöhlenwand im I. Stadium. *Bg* Blutgefäß; *K I—III* 1.—3. Kiemenreihe; *Op* Operculum. Vergr. $\times$ 218.

ständig unterdrückt sind. Das Ectoderm der Kiemengegend ist überall durch lockeres Mesoderm von der sehr unregelmäßigen Mundhöhlenwand getrennt.

Die Kiemen sind (Fig. 29) zurückgebildet und haben keine Circulation, weil die betreffenden Blutgefäße unterdrückt sind.

Anfangs waren die Kiemen, die in drei Reihen stehen, etwas größer. Durch die Opercularfalte ist ein unregelmäßiger Peribranchialraum gebildet worden. Sowohl die Opercularfalte, wie die sich zurückbildenden Kiemenanlagen, haben keine Beziehungen zum Entoderm.

Versuchstier Nr. 142(11).

Operiert im Stadium I, Methode II, fixiert nach 10 Tagen.

Nach 2 Tagen entstand eine deutliche Kiemenreihe, die aber bald zurückgebildet wurde. Bei der Fixierung war ein etwas unregelmäßiges, medianes Spiraculum vorhanden. Die Schlundfalten sind zurückgebildet. Nur der hinterste Teil des Peribranchialraumes, welcher Beziehungen zur Extremitätenanlage hat, ist links vorhanden. Die Kiemenanlagen sind rein ectodermal.

Versuchstier Nr. 80 (1911).

Operiert im Stadium II, Methode I, fixiert nach 5 Tagen.

Nach 2 Tagen kamen links ganz kleine kiemenartige Bildungen zum Vorschein, am 3. Tage waren sie am deutlichsten, am 4. schon stark zurückgebildet. Gleichzeitig entstand ein etwas unregelmäßiger Peribranchialraum, welcher noch am 5. Tage eine große laterale Öffnung besaß. Wie Fig. 30 zeigt, sind die Schlundfalten vollständig unterdrückt. Die linke Wand der Mundhöhle ist durch das transplantierte Ectodermstück gebildet. Die anfangs deutlichen Kiemenanlagen sind also ohne jede spätere Beziehung zum Entoderm entstanden.

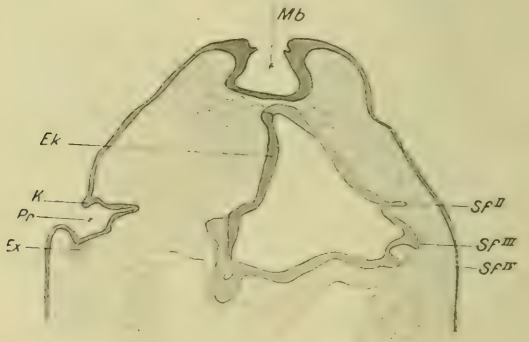
Versuchstier Nr. 133 (1911).

Operiert im Stadium II, Methode II, fixiert nach 4 Tagen.

Es entstand beiderseits eine typische Opercularfalte; am 4. Tage war schon ein normales Spiraculum gebildet. Links wurden nur kleine Kiemenanlagen angelegt.

Die Untersuchung der quer zur Körperachse geschnittenen Serie (Fig. 31)

Fig. 30.



. 80(11). Horizontalschnitt durch die Kiemengegend einer *Bombinator*-Larve 5 Tage nach der Entfernung der entodermalen Mundhöhlenwand und deren Ersatz durch Ectoderm im II. Stadium Methode I. *Ek* Das eintransplantierte Ectoderm; *Ex* Extremitätenanlage; *K* Kiemenrudiment; *Mb* Mundbucht; *Pr* linker Peribranchialraum; *Sf II—IV* 2.—4. Schlundfalte. Vergr. × 40.

zeigt, daß es gelungen ist, die Verbindung zwischen Ento- und Ectoderm links vollständig zu unterdrücken. Zwischen beiden Schichten liegt lockeres Bindegewebe. Der linke Peribranchialraum ist fast normal, nur ist sein Lumen sehr eng. Von den ursprünglichen Kiemenanlagen sind nur kleine Reste übrig. Die linksseitigen Kiemengefäße sind unterdrückt. Auch in diesem Falle sind der Peribranchialraum und die ersten Kiemenanlagen ohne entodermale Beteiligung entstanden.

Versuchstier Nr. 146 (1911).

Operiert im Stadium II, Methode I, fixiert nach 4 Tagen.

2 Tage nach der Operation waren links deutliche kleine Kiemenanlagen und eine Opercularfalte, rechts Kiemen mit Circulation vorhanden. Nach 3 Tagen waren die linken Kiemenanlagen schon kleiner.

An den Schnittserien sieht man, daß das Ectoderm vom Entoderm vollkommen isoliert liegt, und daß die Schlundfalten ganz unterdrückt sind. Der anfangs fast normal entwickelte Peribranchialraum ist sehr eingeengt worden

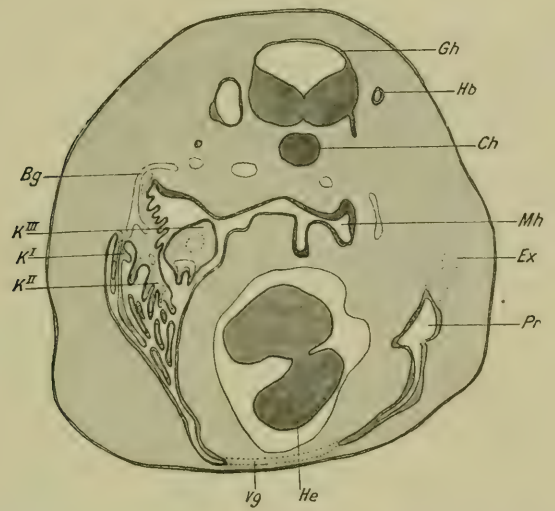
und beinahe ohne Lumen. Seine Beziehung zur Extremitätenanlage ist normal. Von den anfangs hervortretenden Kiemenanlagen ist fast keine Spur übrig. Auch die Kiemengefäße fehlen.

Versuchstier Nr. 64 (1911).

Operiert im Stadium II, Methode I, fixiert nach 14 Tagen.

2 Tage nach der Operation entwickelten sich auf der operierten Seite zwei Reihen kleiner Kiemenanlagen, die aber nach weiteren 2 Tagen zugrunde gingen. Zur Zeit der Fixierung war das Tier etwas schief und das Spiraculum nicht

Fig. 31.



Nr. 133 (11). Querschnitt durch die Kiemengegend einer *Bombinator*-Larve 4 Tage nach Entfernung der linken entodermalen Munddarmwand im II. Stadium (nach Methode II). *Bg* Blutgefäß; *Ch* Chorda; *Ex* Extremität (punktiert eingezeichnet, weil sie erst in den mehr caudal liegenden Schnitten liegt); *Gh* Gehirn; *Hb* Hörbläschen; *He* Herz mit Peribranchialraum; *Mh* Mundhöhle; *K I—III* 1.—3. Kiemenreihe; *Pr* linker Peribranchialraum; *Vg* Verbindungsgang zwischen den beiden Peribranchialräumen (in mehr caudal liegenden Schnitten). Vergr. $\times$ 31.

ganz normal, indem die linke Opercularfalte unregelmäßig ausgebildet war. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die rechte Seite ganz normal ist, auf der linken aber alle Schlundfalten fehlen. Die linke Wand der Mundhöhle besteht zum Teil aus dem transplantierten Ectoderm. Vom Peribranchialraum ist der hinterste Teil, der mit der Extremitätenanlage zusammenhängt, vorhanden. Die anfangs entwickelten Kiemenanlagen sind total atrophiert.

Daß es mir in den mitgeteilten Fällen wirklich gelang, das Entoderm ganz zu entfernen, ließ sich unmittelbar beobachten; denn in anderen, ähnlich operierten Fällen war mit Sicherheit histologisch festzustellen, daß entodermale Zellen in den entwickelten Kiemenanlagen vorhanden waren. Es gelang dies dadurch, daß das Entoderm noch reichlich Dotterkörnchen enthielt, während dagegen das Ectoderm vollständig dotterfrei war.

Aus den oben erwähnten Versuchen geht hervor, daß bei *Bombinator* aus dem Ectoderm allein deutliche Kiemenanlagen entstehen können. Es handelt sich hier um die erst sichtbaren Kiemenfäden der drei ersten Reihen. Das Entoderm ist als Baumaterial nicht notwendig. Die weitere Entwicklung dieser Kiemenanlagen unterbleibt aber; sie gehen dann verhältnismäßig früh total zugrunde. Dies hängt, wie wir aus den folgenden Versuchen sehen werden, von dem totalen Fehlen der Blutgefäße ab. Das Fehlen des Entoderms hat hier keinen direkten Einfluß.

Es fragt sich aber, ob bei diesen Versuchen die Kiemenbildung auch insofern vom Entoderm unabhängig ist, daß dieses nicht einmal als ein beeinflussender Faktor vor der Operation in Betracht kommt. Es könnte möglich sein, daß das Ectoderm wohl imstande sei, eine sichtbare Kiemenanlage zu bilden, aber erst, nachdem es durch das Entoderm einen formativen Reiz, einen Impuls, empfangen hat. Die Überführung einer solchen Reizwirkung könnte hier lediglich durch eine direkte Berührung stattfinden.

In meinen Fällen ist eine solche Beeinflussung nicht nötig gewesen, um die Differenzierung des Ectoderms in Gang zu setzen. Es geht dies aus denjenigen Fällen hervor, in welchen die Operation im I. Ausgangsstadium vorgenommen wurde (Versuchstier Nr. 142, 143).

Aus der normalen Entwicklung wissen wir, daß in diesem Stadium die Schlundfalten unentwickelt und ohne Kontakt mit dem Ectoderm sind. Sie können folglich zurzeit keinen direkten Einfluß auf dieses ausüben. Trotzdem entwickeln sich aus diesem Ectoderm nach Ausschaltung des Entoderms typische Kiemenanlagen. Bei den später vorgenommenen Operationen ist eine Beeinflussung durch die ersten Schlundfalten, die zurzeit (im II. Stadium die zwei ersten, im III. Stadium die drei ersten) das Ectoderm berühren, nicht ausgeschlossen, wenn auch nicht unbedingt nötig.

5. Über Transplantationen von Kiemenectoderm auf eine andere Körperstelle (Bauch).

Im Anschluß an die im vorigen Kapitel beschriebenen Versuche über die Selbstdifferenzierungsfähigkeit des Kiemenectoderms habe ich noch andere technisch verschieden ausgeführte Experimente mit demselben Zweck angestellt.

Als Versuchsmaterial wurde teils *Bombinator*, teils *Rana fusca* verwendet. Es wurde das ganze Kiemenectoderm vorsichtig als ein

viereckiges Stück von einem Tier (Spender) abpräpariert und auf ein anderes Tier (Empfänger) als Ersatz für ein gleichgroßes Bauchectodermstück, transplantiert. Besonders wurde darauf geachtet, daß keine Entoderm- oder Mesodermzellen mit dem Ectoderm mitverpflanzt wurden. Das Entnahme- und Empfangstier waren immer etwa gleich groß.

Bombinator.

Bei *Bombinator* habe ich wenige solche Versuche gemacht und will diese hier nur kurz erwähnen. Das Kiemenectoderm wurde vom Entnahmetier sowohl im I. wie II. Stadium entnommen. In beiden Fällen entstanden aus diesem Ectoderm kleine, aber typische Kiemenanlagen. Diese gingen jedoch bald zugrunde. Es stellte sich also bei diesen Versuchen heraus, daß bei *Bombinator*, wie schon im vorigen Kapitel durch andere Experimente gezeigt wurde, das Kiemenectoderm eine Selbstdifferenzierungsfähigkeit besitzt. Eine Auslösung durch das Entoderm ist bei der Bildung der ersten Kiemenanlagen nicht notwendig.

Rana fusca.

1. Reihe.

Das Entnahmetier im III. Stadium; 3 Exemplare operiert. Von diesen gaben 2 ein positives Resultat. Schon nach einem Tag entstanden kleine Kiemenanlagen. Am 3. Tage waren sie am größten, Fig. 32a und b. In beiden Fällen entwickelte sich allerdings nur eine Kiemenreihe, die anderen waren unterdrückt. Das Ectoderm in den Kiemen war ganz typisch, hell und pigmentlos. Eine Circulation fehlte. Am 6. Tage nach der Operation waren diese verpflanzten Kiemen total atrophiert.

2. Reihe.

Das Entnahmetier im II. Stadium, 3 Exemplare operiert. Diese gaben alle ein positives Resultat. Fig. 33 stellt eines von den Versuchstieren, 4 Tage nach der Operation, dar. Es sind aus dem transplantierten Ectoderm zwei Kiemenreihen gebildet. Die hintere Reihe, die auch im Entnahmetier die hintere ist, ist allerdings viel kleiner als die vordere.

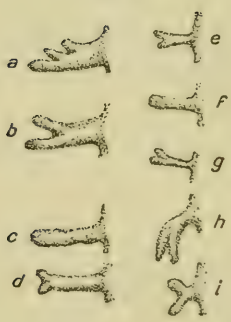
Höchstwahrscheinlich handelt es sich hier um die zwei ersten typischen Reihen des Entnahmetieres, die 3. Reihe wäre also nicht zur Entwicklung gekommen. Auch hier trat keine Circulation ein. Am 5. Tage waren die Kiemen schon stark zurückgebildet. Bei den

zwei anderen Versuchstieren entstand nur eine Kiemenreihe, Fig. 32c und d.

3. Reihe.

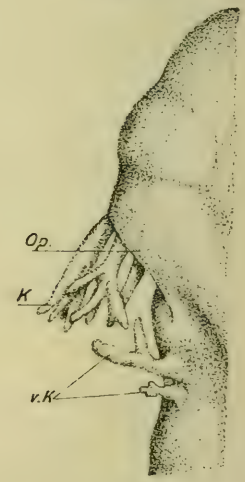
Das Entnahmetier im I. Stadium, 6 Exemplare operiert. Von diesen gaben 5 ein positives Resultat, Fig. 32e, f, g, h, i. Allerdings bildete sich in jedem Falle nur eine Kiemenreihe; es ist deshalb nicht zu ermitteln, um welche Reihe es sich hier handelt. Es sei hier noch besonders betont, daß alle Entnahmetiere so jung

Fig. 32.



Rana fusca. Kiemen, gebildet aus Kiemenectoderm, welches auf den Bauch des Versuchstieres verpflanzt wurde; dieselbe Vergrößerung wie in Fig. 33; *a, b* operiert im III. Stadium; *c, d* operiert im II. Stadium; *e, f, g, h, i* operiert im I. Stadium. *a, b, h, i* am 3. Tage nach der Operation, *c, d, e, f, g* am 4. Tage. Vergr. $\times$ 22.

Fig. 33.



Versuchstier Nr. 51a(13). *Rana fusca*; die linke Seite des Kopfes in dorsaler Ansicht 4 Tage nachdem im II. Stadium Kiemenectoderm eines anderen Tieres hinter der Kiemengegend transplantiert wurde. Es sind aus dem Transplantat zwei Kiemenreihen, *v.K*, gebildet. *K* normale äußere Kiemen; *Op* Opercularfalte. Vergr. $\times$ 22.

waren, daß jede Berührung zwischen dem Ectoderm und Entoderm im Kiemengebiet zur Zeit der Operation ausgeschlossen war. Die verpflanzten Kiemen erreichten etwa am 4. Tage nach der Operation ihre größte Entfaltung, bildeten sich aber dann schnell zurück, ohne Circulation bekommen zu haben. Der Fall Fig. 32*h* ist mikroskopisch untersucht, gerade als die Kieme den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht hatte. Es zeigt sich, daß das Kiemenepithel histologisch rein ectodermal ist. Im Inneren der verzweigten Kieme liegt nur etwas lockereres Mesenchym ohne alle Blutgefäße.

In allen diesen Transplantationsversuchen von Kiemenectoderm

auf den Bauch von *Rana fusca* sind die aus diesem Ectoderm gebildeten Kiemen sog. äußere Kiemen. Die inneren haben sich in keinem Falle gebildet, obgleich das ectodermale Anlagematerial vom Entnahmetier vorhanden war und das Empfangstier an der normalen Stelle solche Kiemen schon besaß.

In Übereinstimmung mit meinen Versuchen bei *Bombinator* zeigen auch die bei *Rana fusca*, daß das Kiemenectoderm ohne jede Beteiligung des Entoderms die ersten Kiemenanlagen bilden kann. Bei *Rana fusca* werden diese Anlagen unter Umständen sogar sehr typisch und groß. Dies hängt wohl lediglich mit der außerordentlichen Größe der (äußeren) Kiemen bei dieser Art zusammen. Bei *Bombinator*, bei welcher Art diese Anlagen in meinen Versuchen kleiner waren, sind auch die ersten Kiemen kleiner als bei *Rana fusca*.

In allen meinen Versuchen überschritten die verpflanzten rein ectodermalen Kiemen nicht ein ziemlich junges Stadium der typischen Entwicklung; sie gingen auch bald total zugrunde. Dies kann von zwei Faktoren abhängig sein, entweder von Mangel an Entoderm, oder von Mangel an Blutgefäßen.

Um hier Klarheit zu bekommen, habe ich u. a. folgenden Versuch gemacht. Es wurde bei *Bombinator* im I., II. und III. Stadium die ganze Kiemendarmwand, also Ento-, Meso- und Ectoderm, als ein viereckiges Stück herausgeschnitten und dann in die Bauchwand eines anderen Tieres transplantiert.

Die typische Entwicklung der Kiemen setzte hier ein. Es bildeten sich anfangs Kiemenanlagen, aber diese blieben bald in ihrer Entwicklung zurück. Sie bekamen keine Circulation und atrophierten schnell. Eine solche Operation in sich beschädigt noch nicht die Kiemenanlagen. Wird z. B. die ganze Kiemendarmwand auf der einen Seite ausgeschnitten, um 180° gedreht und wieder eingeteilt, so entwickeln sich die Kiemen, weil sie Circulation bekommen können, ungestört. Nur sind sie im Vergleich zu der typischen Seite um 180° gedreht.

Aus den oben erwähnten Fällen geht also deutlich hervor, daß ohne ausreichende Circulation keine größeren Kiemen entstehen können. Schon deshalb ist es auch nicht möglich, daß die rein ectodermalen verpflanzten Kiemenanlagen ohne Circulation über eine bestimmte Grenze hinaus wachsen können.

Es wendet sich deshalb unser Hauptinteresse solchen Experimenten zu, bei welchen die Beziehungen des Ecto- und Entoderms

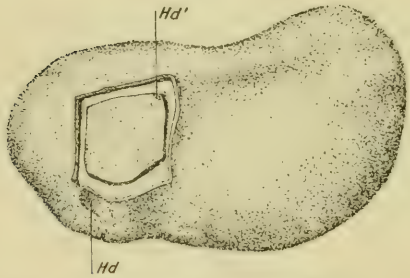
zum Mesoderm der Kiemenregion nicht so fundamental verändert wurden wie bei den bisher beschriebenen Verpflanzungs- und Zerstörungsversuchen, sondern welche nur dazu dienten, die Ecto- und Entodermderivate gegeneinander zu verlagern und aus ihren typischen Lagebeziehungen zu lösen, ohne sie aus dem Bereiche des Kiemenmesoderms zu entfernen. Hierzu wurde die Drehungsmethode verwendet, deren Resultate im nächsten Abschnitt mitgeteilt werden.

6. Über Drehungen des Kiemenectoderms.

a) Methode, Bezeichnungen.

Die besten Resultate über die Kiemenbildung habe ich durch Drehungsversuche mit Kiemenectoderm gewonnen. Diese Experimente bezwecken, die entodermalen Schlundfalten unverletzt sich weiter entwickeln zu lassen, aber in Beziehung zu verlagerten ectodermalen Kiemenanlagen zu bringen. In ihrer technischen Ausführung unterscheiden sich diese Experimente gar nicht von den Transplantationen mit Bauchectoderm.

Fig. 34.



Larve von *Rana esculenta* im II. Stadium. Das Kiemenectoderm ist als ein viereckiges Stück ausgeschnitten, um 180° gedreht und wieder eingelegt. Durch die Zusammenziehung der Haut entsteht eine offene Zone um das transplantierte Stück herum. *Hd'* ein Stück der Haftdrüse im gedrehten Stück. Vergr. × 21.

Fig. 34 zeigt eine Larve von *Rana esculenta* im II. Stadium kurz nach der Operation. Wie das Bild darlegt, bietet hierbei die Spannung der Haut des Keimes einen gewissen Nachteil. Dadurch schrumpft erstens das herauspräparierte Ectodermstück zusammen, und zweitens dehnt sich die viereckige offene Wunde aus und wird größer. Wenn man nun das Ectodermstück zurück an seinen ursprünglichen Platz bringt und festklebt, so berühren die Wundränder nicht mehr einander, sondern es bleibt auf allen 4 Seiten eine Zone offen. Je nach dem Entwicklungsstadium, in welchem sich die Larve zur Zeit der Operation befindet, und je nach der Größe des herauspräparierten Stückes wechselt die Breite dieser offenen Zone. Bei den jüngsten Stadien kann sie manchmal ganz erheblich sein. Sie verschwindet aber sehr bald wieder, indem die Wundränder rasch gegeneinander wachsen. Hierdurch bekommen wir in der Kiemen-

region zweierlei Ectoderm, einmal das ursprüngliche und zweitens das neugebildete.

Das letztere spielt in meinen Fällen nur ausnahmsweise eine direkte Rolle bei der Kiemenbildung und ist dabei auch sicher zu erkennen.

Gewöhnlich lagen bei *Bombinator*, auch in den extremsten Fällen, schon nach etwa einer Stunde die Wundränder dicht aneinander.

Lästig bei den Operationen ist manchmal, daß beim Offenbleiben von großen Wunden viele Mesodermzellen ausgestoßen werden, und daß dadurch das betreffende Gebiet stark deformiert wird. Auch ist es, wenn das lospräparierte Stück stark zusammengezogen ist, schwer, es genau in der gewünschten Lage einzukleben.

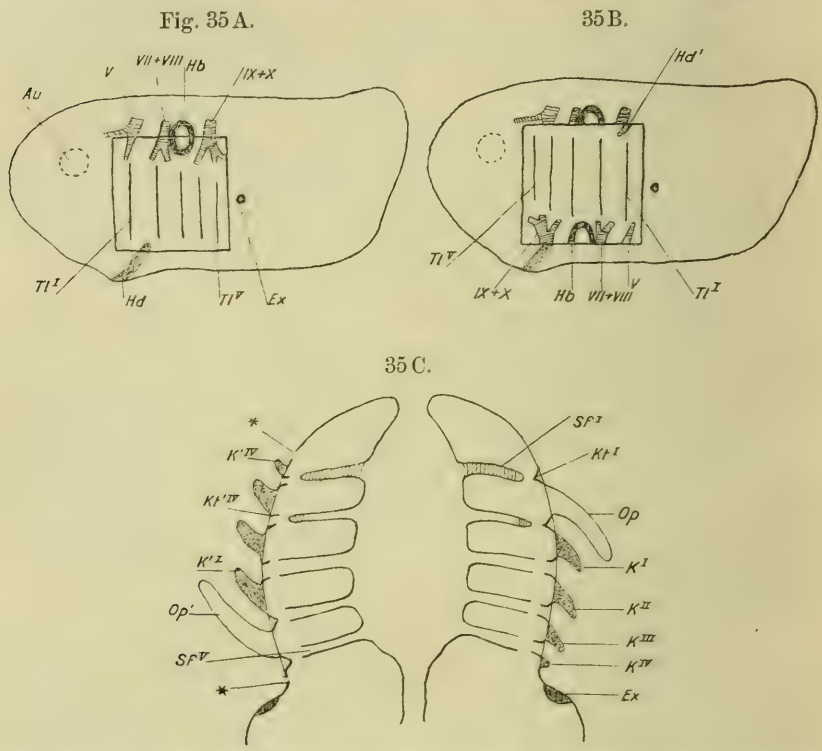
Alle diese Nachteile lassen sich einigermaßen vermeiden, indem man zu einem solchen Experiment zwei ähnliche Larven verwendet. Bei der einen wird erst das betreffende Ectodermstück abpräpariert. Von der anderen (Spender) nimmt man sofort auch das entsprechende Stück, schneidet es aber nach allen Seiten etwas größer aus. Durch die Zusammenziehung bekommt es die rechte Größe und paßt genau in die Wunde des ersten Tieres (Empfänger) hinein. Solche homoplastische Transplantationen bieten noch den Vorteil, daß man Teile von verschieden alten Embryonen zusammenpassen kann.

Bei den Drehungsversuchen ist es sehr wichtig, daß man das betreffende Stück genau in die gewünschte Lage bringen kann. Weil es viereckig geschnitten werden muß, um möglichst gut nach der Drehung wieder hineinzupassen, ist es oft schwer, das losgeschnittene Stück, wenn man es einen Moment aus den Augen verliert, wieder richtig zu orientieren. Bei älteren Larven bietet die Haftdrüse, von welcher man einen kleinen Teil mit herausschneidet, ein gutes Merkmal. Bei jüngeren Stadien muß man sehr genau aufpassen, daß keine Verwechslung stattfindet, weil das Ectoderm noch überall gleichmäßig ist. Doch bietet auch hier später die Untersuchung der Schnittserien von dem betreffenden Tier eine Kontrolle, denn an der Situation der Organe ist mit Sicherheit zu erkennen, ob eine Drehung stattgefunden hat oder nicht.

Fig. 34 zeigt, wie die Operation durchschnittlich ausgeführt wurde. Natürlich ist es wegen der Kleinheit der Objekte sehr schwer, zwei Operationen ganz gleich zu machen. Daß jedes operierte Tier für sich analysiert werden muß, wird später die Beschreibung der älteren Stadien ergeben. Wie das Experiment, wenn es gut aus-

geführt ist, verlaufen soll, veranschaulicht uns das Schema in Fig. 35.

Hier sei zuerst eine Bezeichnungsart, die ich in der folgenden Darstellung brauche, begründet. Wenn ein Stück, z. B. Ectoderm,



Schema über den Verlauf einer Drehung des Kiemenectoderms. A. *Bombinator*-Larve in seitlicher Ansicht vor der Operation, B nach der Operation. Die verschiedenen, aus dem Ectoderm entstandenen Organe sind so dargestellt, wie sie etwa beim Sichtbarwerden der Kiemen entwickelt sind. C. Dieselbe Larve im Horizontalschnitt im Stadium, wo die Kiemen schon angelegt sind. *Au* Auge; *Ex* Extremität; *Hd* Haftdrüse; *Hd'* gedrehte Haftdrüse; *Hb* Hörbläschen; *Hb'* gedrehte Hörbläschen; *K I—IV* 1.—4. Kiemenreihe; *K' I—IV* 1.—4. gedrehte Kiemenreihe; *Op* Opercularfalte; *Op'* gedrehte Opercularfalte; *Tl I—V* 1.—5. ectodermale Kiementaschenleiste; *Kf I—V* 1.—5. ectodermale Kiementasche; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte; *V, VII—VIII, IX—X* die gleichbezeichneten Nerven; * Grenze des gedrehten Ectoderms.

von einem Tier auf ein anderes transplantiert wird, so ist das erste Tier als Spender (Entnahmetier), das zweite als Empfänger (Empfangstier) zu bezeichnen. Diese in der Homoplastik gebrauchten Namen verwende ich hier auch für meine autoplastischen Fälle, wenn es sich um Drehungen des Kiemenectoderms handelt. Es ist das allerdings willkürlich, aber notwendig, um die Schilderung verständlicher zu machen. Das transplantierte Ectodermstück gehört

vor der Operation dem Spender, wird dann durch die Operation auf den Empfänger, als Ersatz für ein entsprechendes Stück, wenn auch in atypischer Lage, festgeklebt. Bei der autoplastischen Transplantation sind Empfänger und Spender dasselbe Individuum, bei der homoplastischen zwei verschiedene. In beiden Fällen sind aber die Versuchsbedingungen dieselben; es ist theoretisch gleichgültig, woher das Transplantat stammt, also wer der Spender ist, ob dasselbe Individuum, oder ein ähnliches artgleiches und gleichalteriges. In den folgenden Protokollen ist jedoch jedesmal erwähnt, ob eine Auto- oder Homoplastik vorliegt.

In Fig. 35A ist das betreffende Ectodermstück als ein Viereck gezeichnet. Die Lage und Form der fünf ectodermalen Taschenleisten, des Hörbläschens, der Kopfnerven, des Auges, der Haftdrüse und der Extremität sind so dargestellt, wie sie etwa beim Beginn der Kiemenbildung sind. Im I. Ausgangsstadium sieht man von allen diesen Organen überhaupt noch nichts. Das Ectoderm ist, wie früher erwähnt, optisch fast vollkommen undifferenziert. Im II. Ausgangsstadium treten die Anlagen des Hörbläschens und der Kopfnerven etwas hervor, sind aber noch vom Ectoderm nicht losgetrennt. Man sieht ebenfalls die drei ersten ectodermalen Taschenleisten und die Haftdrüse. Noch deutlicher werden alle diese Organanlagen im III. Ausgangsstadium, obgleich auch dann das Hörbläschen und die Nerven noch im Zusammenhang mit dem Ectoderm stehen und die 4. und 5. Taschenleiste kaum angedeutet sind.

Fig. 35B zeigt das Versuchstier nach der Operation. Die Lage der ectodermalen Taschenleisten im Transplantat ist jetzt um 180° gedreht. Die Anlagen des Hörbläschens und der Kopfnerven sind durchschnitten. In der normalen Lage, also im Empfänger, bleibt nur der dorsale, proximale Teil der Nerven und die eine Hälfte des Hörbläschens. Ventral im gedrehten Ectodermstück des Spenders befinden sich, auch um 180° gedreht, der distale, ventrale Teil der Nerven und die untere Hälfte des Hörbläschens. Dorsal liegt ein kleines Stück der Haftdrüse. Das Auge und die Extremitätenanlage sind nicht berührt. Dasselbe Schema im Horizontalschnitt bei einer operierten *Bombinator*-Larve mit bereits angelegten Kiemen zeigt Fig. 35C. Hier ist das Ectoderm so dargestellt, wie es sich typisch entwickelt als epitheliale Bekleidung der Kiemen und der Opercularfalte. Der Anteil des Entoderms ist nur in der Bildung der Schlundspalten, nicht in der der Kiemen dargestellt. Beiderseits sind 5 Schlundfalten entwickelt, die rudimentäre 6. spielt für uns keine

Rolle. Die 1. Schlundfalte der typischen Seite, die vorübergehend das Ectoderm berührt, wandelt sich in die Tubaanlage um. Die entsprechende ectodermale Leiste verschwindet. Die 2. Schlundfalte bildet sich bei *Bombinator*, nachdem sie einige Zeit mit dem Ectoderm zusammenhängt, distal zurück. Dasselbe gilt für die 2. ectodermale Leiste. Bei den anderen Anuren entsteht dagegen hier eine offene Schlundspalte. Die 3., 4. und 5. Schlundfalte bleiben dauernd mit dem Ectoderm in Berührung, und hier entstehen offene Spalten. Folglich besteht sowohl bei den betreffenden Schlundfalten wie bei den ectodermalen Leisten die Fähigkeit, durchzubrechen. Die 1. Kiemenreihe, die auf dem 1. Kiemenbogen sitzt, entsteht zwischen der 2. und 3., die 2. Reihe zwischen der 3. und 4. und die 3. Reihe zwischen der 4. und 5. ectodermalen Taschenleiste. Die 4. Kiemenreihe entwickelt sich caudal von der 5. Taschenleiste[1].

Betrachten wir einmal rein theoretisch, wie der typischen Entwicklung zufolge in dem Schema Fig. 35 C die ento- und ectodermalen Anlagen der Kiemen zueinander nach der Drehung sich verhalten müssen, sei es, daß ältere Stadien gewählt werden mit sichtbaren Anlagen (wie dort gezeichnet), oder jüngere, in denen diese zwar noch nicht sichtbar, aber doch der Lage nach genau so vorgebildet sind wie in den späteren Stadien.

Die 1. ectodermale Taschenleiste des Spenders muß mit der 5. Schlundfalte des Empfängers zusammenkommen. Hier dürfen wir keine Spalte erwarten, denn dem Ectoderm der 1. Taschenleiste fehlt in der normalen Entwicklung die Fähigkeit, durchzubrechen. Oral von dieser Stelle müßte eine nach v o r n gerichtete Opercularfalte entstehen. Die 4. Schlundfalte müßte die 2. ectodermale Taschenleiste berühren. Auch hier sollte bei *Bombinator* keine Spalte entstehen, denn normal bricht das Ectoderm der 2. Leiste bei dieser Art nicht durch.

Die 3. Schlundfalte konnte sich dann mit der 3., die 2. mit der 4. und die 1. mit der 5. ectodermalen Taschenleiste vereinigen. In diesen drei Fällen wäre nur die 3. Schlundspalte imstande, durch-

[1] Es sei schon hier ein für allemal gesagt, daß es mir nie gelungen ist, bei den Drehungsversuchen wirklich die 4. Kiemenreihe zur Entwicklung zu bringen. Daß es so ist, braucht nicht ein Beweis gegen die Beteiligung des Ectoderms am Aufbau dieser Kiemenreihe zu sein. Es handelt sich hier vielmehr um eine Hemmung der Entwicklung, die durch mehrere Umstände bedingt ist. Wir brauchen uns nur zu erinnern, daß die erste Anlage dieser Kiemenreihe verhältnismäßig spät entsteht und anfangs sehr klein ist.

zubrechen, denn hier besitzen sowohl das Ento- wie Ectoderm die Fähigkeit dazu. Dagegen ist wegen der Unfähigkeit der 1. und 2. Schlundfalte, eine Kiemenspalte zu bilden, weiter oral keine Öffnung zu erwarten, obgleich hier das Ectoderm dazu geeignet wäre. Die normale 1., vom Ectoderm des Spenders gebildete Kiemenreihe würde auf dem 2. Kiemenbogen, die 2. Reihe auf dem 1. Kiemenbogen und die 3. Reihe auf dem Hyoidbogen des Empfängers sitzen. Alle drei Kiemenreihen wären etwas oral gerichtet.

In Wirklichkeit gelingt es fast nie, eine Operation genau so zu machen, wie sie uns das Schema zeigt. Dies hängt mit vielen Ursachen zusammen. Erstens sind die Entfernungen zwischen den verschiedenen Schlundfalten unter sich und ebenfalls zwischen den ectodermalen Taschenleisten unter sich nicht gleich groß. Nach einer Drehung, mag sie auch genau 180° betragen, passen dann alle Schlundfalten und Leisten nicht mehr zusammen. Auch ist zu bemerken, daß während der Drehungen gewöhnlich die hintersten Schlundfalten und Leisten noch nicht entwickelt waren. Wegen technischer Schwierigkeiten kann man dieselbe Operation selten ganz gleich wiederholen. Es kommen gewöhnlich mehr oder weniger erhebliche Verschiebungen des transplantierten Ectodermstücks zustande.

In den günstigsten Fällen unter meinen Experimenten nähert sich der Tatbestand aber fast genau dem oben erwähnten Schema, in anderen wieder stimmt er nur in einem oder in wenigen Punkten mit demselben überein. Immerhin sind die Fälle zahlreich genug, in welchen wir prüfen können, ob sich wirklich die Anlagen so verhalten, wie das Schema sie fordert, und aus welchen sich Schlüsse für unser Problem ziehen lassen.

In der folgenden Darstellung der wirklichen Resultate meiner Drehungsversuche bezeichne ich die entodermalen Schlundfalten des Empfängers von oral nach caudal kurz mit 1—5, die ectodermalen Taschenleisten des Spenders in derselben Reihenfolge mit 1′—5′. Nach der Drehung aber liegt die 1. Taschenleiste des Spenders am meisten caudal und die 5. Leiste am meisten oral. In unserem Schema werden die Beziehungen zwischen Ecto- und Entoderm ausgedrückt durch: 1′—5, 2′—4, 3′—3, 4′—2, 5′—1. Wird z. B. ein Fall 4—2′, 3—3′ bezeichnet, so heißt dies, daß nach meinen Feststellungen nur die 4. und 3. Schlundfalte des Empfängers mit der 2. und 3. ectodermalen Taschenleiste des Spenders in direkte Berührung getreten, die übrigen aber isoliert geblieben sind. Die

ectodermalen Taschen des Spenders werden mit der ihnen zukommenden Nummer bezeichnet, auch in Fällen, in welchen diese festzustellen ist, ohne daß die Taschen eine Schlundfalte berühren. Diejenige Schlundfalte des Empfängers, mit welcher sie in der typischen Reihenfolge in Berührung hätten treten sollen, wird in Klammer angegeben. So bedeutet z. B. (4)—2′, 3—3′, (2)—4′, daß sowohl die 2. wie 4. ectodermale Tasche des Spenders zu erkennen sind und der Reihe nach sich mit der 4. und 2. Schlundfalte des Empfängers hätten berühren sollen, aber nicht berührt haben, daß also in Wirklichkeit nur die 3. Tasche mit der 3. Schlundfalte in Kontakt ist.

b) Zahl der Fälle.

Meine Experimente umfassen (1911 und 1912) bei *Bombinator* 58 Fälle, in welchen nach der Drehung des Kiemenectoderms um 180° das Versuchstier sich ohne Infektion weiter entwickelt hat. Von diesen Versuchstieren sind 28 im I., 20 im II. und 10 im III. Ausgangsstadium operiert. In 37 Fällen entwickelten sich mehr oder weniger deutliche gedrehte Kiemen, in 21 Fällen dagegen keine. Doch ist zu bemerken, daß viele von diesen 21 Versuchstieren schon früher, als die Kiemen überhaupt entstehen konnten, fixiert wurden. Bei *Bombinator* vollzieht sich die Kiemenentwicklung sehr rasch, gewöhnlich kamen die Kiemenanlagen schon am 2. Tage nach der Operation im I. Stadium zum Vorschein.

In 23 Fällen bei *Rana esculenta* (11 im I., 10 im II. und 2 im III. Stadium operiert) entwickelten sich bei 15 mehr oder weniger große gedrehte Kiemen.

Von *Rana fusca* habe ich (1912 und 1913) 6 im II. und 3 im I. Stadium operierte Tiere genügend lange am Leben halten können. Alle diese Fälle gaben einen positiven Erfolg.

Bei *Hyla arborea* sind nur in 3 von 15 Fällen Kiemen gebildet. Es wurden operiert im I. Stadium 3, im II. 11 und im III. 1 Exemplar.

Die wenigen Drehungen des Ectoderms, die ich bei *Bufo vulgaris* unternehmen konnte, sind nicht einwandfrei geeignet, unsere Frage zu beleuchten.

c) Versuche an Bombinator (kiemenlose Stadien).

Die Besprechung meiner Drehungsexperimente will ich mit einigen kurz nach der Operation fixierten Versuchstieren (*Bombinator*) beginnen. Bei diesen ist zu sehen, welche direkten Ver-

änderungen im Kiemengebiet durch die Operation entstehen. Daraus ist zu entnehmen, welche Beweiskraft dieser Methode für unser Problem innewohnt, und welche Schlüsse wir aus der späteren Entwicklung ähnlicher Fälle ziehen können. Natürlich darf man hierbei nicht vergessen, daß jeder Fall für sich analysiert werden muß, weil die Operationen fast niemals ganz ähnlich ausfallen.

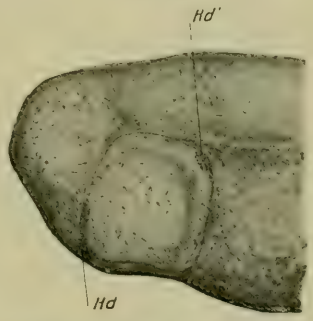
Versuchstier Nr. 236 (1912).

Operiert links im II. Stadium, Autoplastik, fixiert 3 Stunden nach der Operation, Fig. 36.

Das umgedrehte Stück ist gut eingeheilt; die Grenzen desselben lassen sich noch an der Schnittserie erkennen. Rechts, auf der nicht operierten Seite, ist die 3. Schlundfalte bereits mit ihrer Spitze in Berührung mit dem Ectoderm, die 4. und 5. sind noch nicht entwickelt. Links auf der operierten Seite berühren die 1. und 2. Falte direkt das verlagerte Ectoderm, die 3. nicht, obgleich sie ihm sehr nahe kommt. Sonst sind die Schlundfalten fast normal. Jedenfalls wurde in diesem Fall die 4. und 5. nicht beschädigt, weil sie noch nicht entwickelt waren.

Es sei noch bemerkt, daß links die ganze Anlage des Hörbläschens ventral verlagert ist. Die Nervenanlagen sind auf der operierten Seite schwer zu verfolgen, auf der nicht operierten sieht man sie angedeutet. Die drei ersten ectodermalen Taschenleisten sind rechts sehr deutlich; auch links in dem gedrehten Ectodermstück kann man sie einigermaßen verfolgen. Die 2. Schlundfalte berührt die 3. Leiste, die übrigen Leisten sind nicht direkt in Kontakt mit Schlundfalten.

Fig. 36.



Bombinator-Larve aus dem II. Stadium, 3 Stunden nach der Drehung des Kiemenectoderms. Die Wundränder sind vollständig geschlossen. *Hd'* gedrehte Haftdrüse. Vergr. × 22.

Versuchstier Nr. 154 (1911).

Operiert links im I. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 24 Stunden.

Äußerlich sieht das Tier links fast normal aus. Ein Stück der Haftdrüse ist mit gedreht und liegt in der Gegend, wo das Hörbläschen typisch gelegen ist. Rechts wölbt sich das Kiemengebiet etwas hervor. Die Kiemenwülste sind kaum angedeutet. Bei der Operation wurde die Hörbläschenanlage durchgeschnitten, denn dorsal in der normalen Lage liegt ein Hörbläschen mit Ductus endolymphaticus etwa von $^2/_3$ Größe, ventral eines von etwa $^1/_3$ Größe. Die Nerven VII und VIII sind ebenfalls geteilt.

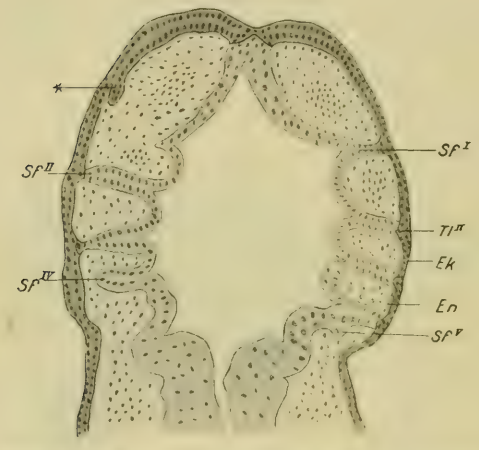
Rechts sind 4 Schlundfalten entwickelt, die 5. ist nur angedeutet (Fig. 37). Die distalen Zellen der 2.—4. Falte haben sich unter das Ectoderm vorgeschoben. Auch links sind 4 Schlundfalten vorhanden, die 5. ist kaum zu sehen. Von diesen berühren die 3 ersten das Ectoderm, die 4. nicht. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch hier später eine Berührung hätte entstehen können, denn zwischen dem distalen Ende der sonst normalen Falte und dem Ectoderm liegen nur einige lockere Mesodermzellen. Eine Verschiebung entodermaler Zellen

unter das Ectoderm hat links nicht stattgefunden. Die Schlundspalten 2 und 3 berühren nur mit ihrer Spitze die Haut.

Diese beiden kurz nach der Operation fixierten Embryonen sind wichtig, weil bei ihnen eine genaue Feststellung der Lage des gedrehten Ectodermstücks möglich ist, und weil sich übersehen läßt, inwiefern man in diesem Differenzierungen finden kann, welche vom Entoderm unabhängig sind.

Die Heilung nach der Transplantation ist in dem zweiten Fall schon so vollständig, daß man die Wundränder in der Serie nicht mehr erkennt. Dagegen bieten das gedrehte Hörbläschen, die Nerven, die Haftdrüse und die ectodermalen Taschenleisten für die Orientierung einige Anhaltspunkte dar. Schon äußerlich ist durch die Lage der gedrehten Haftdrüse (siehe Fig. 36) festzustellen, wie etwa die Drehung stattgefunden hat. Eine genauere Orientierung aber ist dadurch nicht möglich. Günstiger sind zu diesem Zweck das Hörbläschen und die Kopfnerven. Im zweiten Fall ist, wie schon erwähnt, etwa $^1/_3$ des Hörbläschens und der distale Teil der Nerven VII+VIII mitgedreht. Vom Ectoderm sind sie eben getrennt, besitzen aber sonst noch genau ihre ursprüngliche Lage zu diesem. Dadurch kann man auch die Lage des Ectoderms feststellen. Nur ist zu bedenken, daß die Kiemen ziemlich weit von diesen Organen entfernt entstehen.

Fig. 37.



Nr. 154(11). Horizontalschnitt durch die Kiemenregion einer *Bombinator*-Larve 24 Std. nach der Drehung des linken Kiemenectoderms. Die Zellkerne sind eingetragen. *Ek* Ectoderm; *En* Entoderm; *Tl II* 2. Taschenleiste; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte, * orale Grenze des gedrehten Ectoderms. Vergr. × 52.

Untersucht man ältere Stadien, so verlieren das Hörbläschen und die Nerven, mögen sie auch noch so vollständig mitgedreht sein, zum größten Teil ihre Bedeutung für die Orientierung des ectodermalen Operationsfeldes. Dies kommt daher, daß sie, vom Ectoderm einmal abgelöst, vom Mesoderm, welches sich dazwischen legt, weit nach innen verschoben werden. Durch Wachstumsveränderungen

dehnt sich außerdem das Ectoderm, so daß die ursprüngliche Lage eines jeden Punktes innerhalb desselben nicht beibehalten wird.

Den besten Anhaltspunkt, um die Lage der ectodermalen Kiemenanlagen zu bestimmen, bieten in diesem Stadium die ectodermalen Taschenleisten. In dem zweiten Falle wurde das Ectoderm gedreht, ehe überhaupt eine Berührung mit dem Entoderm stattgefunden hatte. Trotzdem sind sehr deutlich die zwei ersten Leisten ausgebildet, die 3. ist undeutlich. Ihre Lage ist aber infolge der Drehung eine mehr dorsale als auf der normalen Seite. Sie sind verhältnismäßig kurz, so daß sie in Fig. 37, welche einen mehr ventral geführten Schnitt darstellt, nicht zu sehen sind. Es berühren sich, wenn auch nur mit einer Spitze, 3′—1 und 2′—2, ein Beweis dafür, daß das transplantierte Stück gegenüber dem Schema Fig. 35 C etwas nach vorn verschoben ist.

Wenn auch in diesem und ähnlichen Fällen durch das Vorhandensein einfacher ectodermaler Taschenleisten die Lage des gedrehten Ectodermstücks einigermaßen genau festzustellen ist, so liegt die Sache etwas anders bei älteren Stadien. Die Leisten als solche sind verschwunden. Wenn sie nicht in Berührung mit einer geeigneten Schlundfalte kommen, so bilden sie sich total zurück. Findet dagegen eine Berührung statt, dann entwickelt sich die Leiste weiter, indem sie sich an der Bildung einer offenen Kiemenspalte beteiligt. An dieser haben wir dann einen guten Anhaltspunkt für die Feststellung der Lage der übrigen Teile des gedrehten Ectoderms.

d) Versuche an Rana fusca.

Obgleich meine meisten Experimente an *Bombinator* gemacht sind und ich von dieser Art die vollständigste Entwicklungsserie besitze, will ich doch hier erst meine Fälle von *Rana fusca* vorführen. Diese sind nämlich geeignet, am anschaulichsten die Rolle des Ectoderms bei der Bildung der Kiemen zu zeigen.

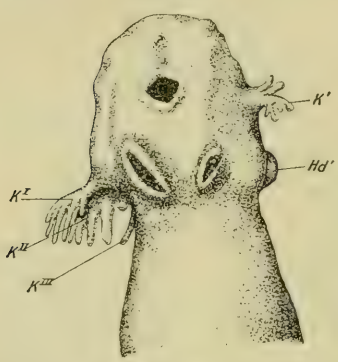
Versuchstier Nr. 14 (1912).

Operiert links im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 3 Tagen.

Die Operationswunde heilte gut. Es entwickelte sich am 2. Tage eine knospenförmige Kiemenanlage, die bei der Fixierung am 3. Tage aussah wie in Fig. 38. Es handelt sich um eine typische äußere Kieme, die aber oraler und dorsaler liegt als die normalen Kiemen, von welchen rechts drei Reihen vorhanden sind, die hinterste allerdings noch wenig entwickelt. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die gedrehte Kieme ganz unabhängig vom Entoderm entstanden ist und somit eine rein ectodermale Bildung sein muß. Aus dem Operationsprotokoll, wie auch später aus der Schnittserie, geht hervor, daß das gedrehte Ectodermstück mehr oral als gewöhnlich (siehe das Schema Fig. 35)

ausgeschnitten wurde. Die orale Grenze dieses Stücks liegt etwa im Gebiet des Auges und die caudale etwa zwischen der 4. und 5. Taschenleiste. Daraus erklärt sich, daß die gedrehte Kieme so weit oral liegt. Um die 3. Reihe des Spenders kann es sich hier nicht handeln. Dagegen spricht die Größe und Form der gedrehten Kieme im Vergleich zu derjenigen der anderen Körperseite. Höchstwahrscheinlich wurde, wie schon angedeutet, die ectodermale Anlage dieser Kiemenreihe bei der Operation durchschnitten und dabei zerstört, denn die 5. Schlundfalte berührt später das Ectoderm, ohne daß es zur Kiemenbildung kommt. Auch kann es sich kaum um die 1. Reihe des Spenders handeln, denn deren Lage müßte im gedrehten Stück eine etwas mehr caudale sein.

Fig. 38.



Nr. 14(12). Larve von *Rana fusca* in ventraler Ansicht 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. *K I—III* 1.—3. normale (äußere) Kiemenreihe; *K'* Kiemenreihe entstanden aus dem gedrehten Ectoderm; *Hd'* gedrehte Haftdrüse. Vergrößerung $\times 20$.

Deshalb ist es fast sicher, daß wir es hier mit der 2. (mittleren) Kiemenreihe des Spenders zu tun haben. Es wäre die 1. Reihe wider Erwarten unterdrückt; es hängt dies wahrscheinlich mit einer Beschädigung ihres Anlagematerials bei der Operation zusammen. Dieselbe Ursache bedingt wohl die etwas unregelmäßige Form der gedrehten Kiemenreihe.

Die verlagerte Kiemenreihe ist hier aus rein ectodermalem Material gebildet. Sie liegt etwas caudal und ventral vom Auge und kommt folglich gar nicht in Beziehung zu den mehr caudal liegenden Schlundfalten des Empfängers. Auch bei der stärksten Vergrößerung lassen sich keine bei der Operation mitgedrehten Entodermzellen, welche an ihrem Dotterreichtum leicht erkennbar sein müßten, entdecken. Das Ectoderm ist zweischichtig und etwas dünner als sonst im Kopfgebiet. Keine Blutgefäße sind in der Kiemenreihe vorhanden, was schon daraus erklärlich ist, daß in dieser Gegend größere fehlen. Ein lockeres Mesenchym allein füllt das Innere.

Diese Kiemenfäden sind aber nicht nur ihrem Material nach rein ectodermal, sondern es ist auch mit großer Wahrscheinlichkeit jede Art von formativem Reiz seitens des Entoderms auszuschließen. Denn wenn es sich hier um die 2. Reihe des Spenders, was fast sicher ist, handelt, so war zur Zeit der Operation eine Berührung mit den Schlundfalten (der 3. und 4.) nicht vorhanden.

Daß ein formativer Reiz seitens des Entoderms für die erste Entfaltung der ectodermalen Kiemen nicht unbedingt nötig ist, zeigen die früher erwähnten Bauchtransplantationen bei *Rana fusca*. Des-

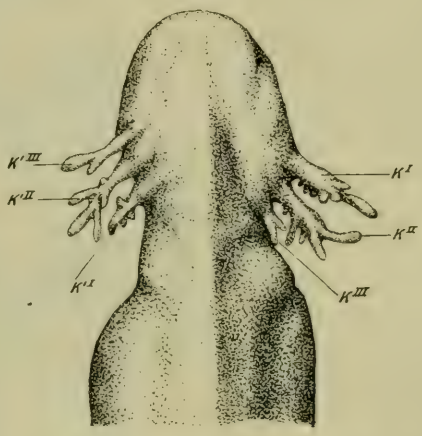
halb ist die Annahme nicht unwahrscheinlich, daß wir es auch in diesem Fall mit einer vollständigen Selbstdifferenzierung des ectodermalen Anlagematerials zu tun haben.

Versuchstier Nr. 13 (1912).

Operiert links im Anfang des II. Stadiums (Medullarrohr eben geschlossen); Autoplastik, fixiert nach 3 Tagen.

Die Operation gelang besonders gut und die Wunde heilte glatt. Das losgeschnittene Ectodermstück zog sich nur wenig zusammen. Am 2. Tage nach der Operation entwickelten sich Kiemenanlagen beiderseits. Bei der Fixierung waren auf der normalen Seite 3 Reihen äußere Kiemen mit Circulation vorhanden. Die Anlagen der inneren Kiemen waren kaum angedeutet. Auf der operierten Seite waren ebenfalls drei Kiemenreihen, aber diese standen etwas weiter oral als normal und in umgedrehter Lage. Dieses erkennt man leicht an der verschiedenen Form und Größe der Kiemenreihen (Fig. 39). Am wenigsten entwickelt ist die normale 3. Reihe, die nur einfach verzweigt ist. Die oralste Reihe auf der operierten Seite besitzt auch diese Form, sie ist nur etwas dünner und länger. Die mittlere Reihe ist beiderseits ziemlich gleich, rechts etwas kräftiger als links. Die caudale Reihe auf der operierten Seite ist wohl viel kleiner als die 1. rechte Reihe, hat aber sonst durch ihre mehrfache Verzweigung etwa dieselbe Form.

Fig. 39.



Nr. 13 (12). Larve von *Rana fusca* in dorsaler Ansicht 3 Tage nach der Drehung des linken Kiemenectoderms im II. Stadium. *K' I—III* 1.—3. mit dem Ectoderm gedrehte äußere Kiemenreihe; *K I—III* 1.—3. normale äußere Kiemenreihe. Vergr. × 22.

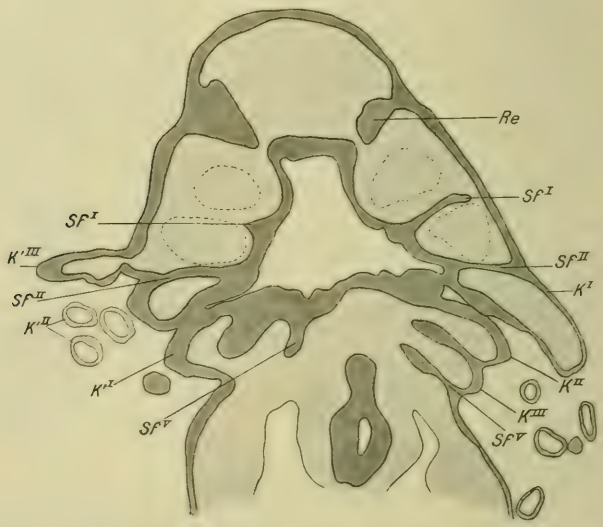
Bei diesem Versuchstier können wir also schon ohne eine mikroskopische Untersuchung die Reihenfolge der gedrehten Kiemen bestimmen. Daß dies bei *Rana fusca* gelingt, hängt von den großen und durch ihre Form deutlich charakterisierten ersten Kiemen ab. Bei den anderen Arten ist eine solche Feststellung schwieriger, weil die 3. Kiemenreihe, wenn überhaupt, sich viel später als die zwei ersten entwickelt.

Die mikroskopische Untersuchung der horizontal geschnittenen Serie ergibt folgende Befunde: Auf der normalen Seite sind 5 Schlundfalten entwickelt. Sie erreichen mit Ausnahme der 1. das Ectoderm, beteiligen sich aber, wie schon bei der Besprechung der normalen Entwicklung erwähnt wurde, kaum an der Bildung der äußeren Kiemen. Die 3. Schlundspalte ist nur durch eine dünne ectodermale Verschlußmembran geschlossen, die übrigen sind wenig entwickelt. Auf der operierten Seite sind alle 5 Schlundfalten vorhanden. Die 5. ist kurz und endet blind, die 4. erreicht mit ihrer Spitze das Ectoderm, ohne doch fester damit zu verschmelzen. Die 3. Schlundfalte ist fast normal, die innere Tasche ist sehr tief. An der Berührungsstelle dringt das Ectoderm, welches

hier eine tiefe Kiementasche bildet (Fig. 40), in das distale Ende der Falte und spaltet es in einen oralen und einen caudalen Teil, so wie es bei der typischen Entwicklung geschieht. Die Verschlußmembran der Spalte besteht sowohl aus Ecto- wie Entoderm. Auch die 2. Schlundfalte verschmilzt distal mit einer typisch ausgebildeten ectodermalen Kiementasche.

Die vorderste von den drei gedrehten Kiemenreihen liegt im Empfänger oral von der Berührungsstelle der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm. Sie wird noch oral von einer typischen Kiementasche, die blind im Mesoderm endet, begrenzt. Zwischen der 2. und 3. Schlundfalte des Empfängers liegt die mittlere Kiemenreihe des Transplantates und zwischen der 3. und 4. die hinterste. Im

Fig. 40.



Nr. 13 (12). Horizontalschnitt durch die Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 39. Ecto- und Entoderm hier nicht unterschieden. *K I—III* 1.—3. Kiemenreihe; *K' I—III* 1.—3. gedrehte, aus dem Transplantat entstandene Kiemenreihe; *Re* Riechepithel; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte. Besonders zu beachten ist, daß die 3. gedrehte Kiemenreihe oral von der 2. Schlundfalte liegt! Vergr. $\times$ 47.

ganzen sind vier typische ectodermale Kiementaschen vorhanden: die erste oral von der 1. Kiemenreihe, die zweite zwischen der 1. und 2. in Verbindung mit der 2. Schlundfalte, die dritte zwischen der 2. und 3. in Verbindung mit der 3. Schlundfalte und die vierte schließlich caudal von der 3. Kiemenreihe in Verbindung mit der 4. Schlundfalte.

Das Entoderm des Empfängers hat sich in diesem Falle am Aufbau der gedrehten Kiemen beteiligt, allerdings nur in sehr geringem Maße. Durch den größeren Dottergehalt des Entoderms und die starke Pigmentierung des Ectoderms kann man die beiden Schichten noch unterscheiden. Die orale Kiemenreihe ist fast rein ectodermal. Nur vereinzelte Entodermzellen von dem distalen Ende der zweiten Schlundfalte liegen proximal unter dem Ectoderm. Die

mittlere Kiemenreihe besitzt etwas mehr Entodermzellen, indem hier am Aufbau derselben, wie bei der normalen Entwicklung, sowohl die 2. wie besonders die 3. Schlundfalte etwas mitbeteiligt sind. Doch reichen die Entodermzellen nur ein kurzes Stück in die Kieme hinein; diese ist sonst aus rein ectodermalem Material gebildet. Die dritte Reihe schließlich besitzt nur einige Entodermzellen, welche von der 3. Schlundfalte des Empfängers herstammen; von der 4. erhält sie gar keine.

Wir können folglich behaupten, daß in diesem Fall die gedrehten, sowie auch die normalen Kiemenfäden fast rein ectodermal sind. Doch sind diese Kiemen nicht so beweisend wie die früher erwähnten Bauchtransplantationen und die im vorigen Fall beschriebenen gedrehten Kiemen, da bei allen jenen jegliche Betätigung des Entoderms als Material am Aufbau der Kiemen sicher ausgeschlossen ist.

Dagegen ist bei diesen Drehungen eine frühe formative Reizwirkung des Entoderms des Spenders auf viele dieser Kiemenbildungen sicher unmöglich gewesen. Schon bei der Besprechung der äußeren Form der Kiemen habe ich darauf hingewiesen, daß es sich hier um die typischen drei vordersten (sog. äußeren) Kiemenreihen handelt. Sie sind nur in umgedrehter Lage. Die Annahme wird vollständig gesichert durch die Tatsache, daß die am meisten oralwärts gelegene fremde Kiemenreihe oral von der 2. Schlundfalte des Empfängers entsteht. Hier bilden sich normal keine Kiemen (siehe Fig. 35C, rechte Seite). Daß dies jetzt geschieht, kann nur dadurch erklärt werden, daß bei der Transplantation mit dem verlagerten Ectoderm an diese Stelle eine der Kiemenanlage entsprechende Stelle des fremden Ectoderms gekommen ist. Diese hat sich dann gemäß der dem betreffenden Ectoderm innewohnenden prospektiven Potenz weiter entwickelt. Weil im ganzen drei Kiemenreihen vorhanden sind und das Ectoderm gedreht ist, kann es sich nur um die 3. typische Kiemenreihe des Spenders handeln. Die beiden im Empfänger caudalwärts folgenden sind also die 2. und 1. Reihe des Spenders. Die Verbindung zwischen den ecto- und entodermalen Anlagen der Kiemen ist, wie aus dem Früheren hervorgeht, folgendermaßen erfolgt: (1)—5′, 2—4′, 3—3′, 4—2′, d. h. fast genau so, wie in dem Schema (Fig. 35C) angenommen wurde.

In dem obigen Falle wissen wir, daß der Entstehungsort der 3. (ectodermalen) Kiemenreihe zur Zeit der Operation weit ab vom Entoderm liegt und durch eine dicke Mesodermschicht von ihm getrennt ist. Sie bildet sich nämlich zwischen der 4. und 5. Schlund-

tasche, die zur Zeit der Operation noch gar nicht ausgestülpt waren. Auch für die 2. Kiemenreihe kommt eine formative Reizwirkung des Entoderms aus ähnlichen Gründen kaum in Betracht. Diese ist aber gerade die am besten entwickelte von den 3 erzielten Kiemenreihen.

Es läge nahe, anzunehmen, daß zwar bei der Bildung der 2. und 3. Kiemenreihe das Entoderm des Spenders, die 3.—5. Schlundfalte, ausgeschaltet war, daß aber vicariierend dafür das Entoderm des Empfängers, die 2. und 3. Schlundfalte, hätte eintreten können, weil bei diesen Taschen wirklich eine Berührung mit dem Ectoderm des Transplantates und sogar eine Beteiligung einzelner vorgewanderter entodermaler Zellen am Aufbau der Kieme nachzuweisen ist. Bei der 3. Schlundtasche würde es sich sogar um die gleiche ectodermale Tasche handeln, nur wäre diese in umgedrehter Lage. Dabei bliebe aber die Tatsache unerklärt, daß zwischen 1. und 2. Schlundtasche des Empfängers Kiemenfäden entstanden sind. Das dort befindliche typische Ectoderm bildet keine solchen.

Es bliebe noch der Ausweg übrig, eine Mitwirkung des Entoderms anzunehmen, in folgender Überlegung: wenn im typischen Geschehen diese Stelle des Entoderms die Fähigkeit besäße, die Kiemenbildung durch einen morphogenen Reiz in die Wege zu leiten, so müßte doch diese Potenz latent bleiben, wenn das zugehörige Ectoderm nicht imstande wäre, auf jenen Reiz zu antworten (etwa so wenig wie Bauchectoderm, das in die Kiemengegend verpflanzt wird, im Sinne der Entoderm-Hypothese Kiemenfäden bildet); die Potenz könnte sich aber äußern, sobald reaktionsfähiges Ectoderm — und das ist ja das dorthin verpflanzte Ectoderm des 2.—5. Bogens — Kontakt mit ihm gewinnt. Dieser Einwand ist aber durch die Bauchtransplantationen bei *Rana fusca* zu widerlegen. Denn bei diesen sahen wir, daß aus Ectoderm des Spenders, welches nie mit Schlundfalten in Berührung war, Kiemen entstehen können ohne Mitwirkung der Schlundfalten des Empfängers. Dieselbe Erscheinung kommt auch bei dem zuerst beschriebenen Fall von Drehung zum Vorschein. Es ist also eine Einwirkung des Entoderms für die Bildung von Kiemenfäden (äußere Kiemen) bei *Rana fusca* bis zu dem Stadium der Entwicklung, das in diesen Fällen erreicht wurde, bestimmt nicht nötig.

In den beiden jetzt beschriebenen Fällen von Kiemenbildung aus gedrehtem Ectoderm handelt es sich um Kiemenfäden, die ohne Circulation waren. Als eine wichtige Ergänzung zu diesen Fällen

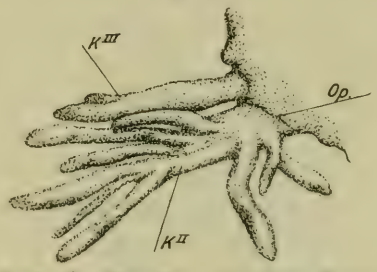
seien die zwei folgenden erwähnt, bei welchen die Kiemen wirklich ihre Funktion ausübten. Bei diesen sind wir in der Lage, die Bedeutung der Blutgefäße näher zu analysieren.

Versuchstier Nr. 54a (1913).

Operiert links, früh im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 5 Tagen.

Am 2. Tage nach der Operation entstanden links Kiemen. In Fig. 41 sind diese am 4. Tage, als sie den Höhepunkt ihrer Entfaltung erreicht hatten, abgebildet. Die rechtsseitigen Kiemen waren zu dieser Zeit kaum größer. Man sieht hier sehr deutlich, daß die orale von den zwei Kiemenreihen vollständig der Form der typischen 3. Reihe entspricht. Sie ist hier nur etwas größer als die entsprechende Kieme auf der rechten Seite. Die hintere Reihe ist wieder eine ganz typische 2. Kiemenreihe, nur ist sie umgedreht, indem die dorsale und ventrale Seite ihren Platz gewechselt haben. Die typische 1. Reihe, die hier caudal von der 2. zu erwarten wäre, ist nicht entwickelt. Dies erfolgt höchstwahrscheinlich durch eine Beschädigung des Anlagematerials bei der Operation.

Fig. 41.



Nr. 54a (13). *Rana fusca*. Die linken Kiemen in dorsaler Ansicht 4 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. Es sind die typische 2. und 3. Kiemenreihe, *KII—III*, gebildet; *Op* Opercularfaltenanlage. Vergr. ×30.

Die Circulation dieser Kiemen war sehr lebhaft. Am 5. Tage fingen sie schon an, stark zu atrophieren. Gleichzeitig bildete sich eine Ringfalte — schon in Fig. 41 angedeutet —, welche sie proximal etwas zusammenschnürte. Es kann sich hier nur um eine Entwicklung der Opercularfaltenanlage im gedrehten Ectoderm handeln.

Bei der Fixierung, 5 Tage nach der Operation, waren die rechtsseitigen Kiemen fast vollständig bedeckt, die linken proximal durch eine Ringfalte zugeschnürt und stark zurückgebildet.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß u. a. ein kleines Stück des Hörbläschens mitgedreht ist. Links bricht die 3. Schlundspalte durch, die 2. und 4. Schlundfalte berühren das Ectoderm, ohne daß es zur Spaltenbildung gekommen ist, die 5. Schlundfalte endet blind.

Die beiden linken Kiemenreihen liegen etwas mehr ventral als die entsprechenden auf der normalen Seite. Die orale Reihe sitzt auf dem 1. und die caudale auf dem 2. Kiemenbogen des Empfängers. Die Verbindung zwischen dem gedrehten Kiemenectoderm und den Schlundfalten erfolgt nach unserer Bezeichnung folgendermaßen: 2—5′, 3—4′, 4—3′.

Auf der rechten Seite sind die zuerst angelegten sog. äußeren Kiemen auch fast vollständig atrophiert und schon durch ziemlich große sog. innere ersetzt. Dagegen sind auf der operierten Seite nur die zwei Reihen (die 2. und 3.) äußere Kiemen, aber keine inneren entwickelt. Weil hier das ganze Kiemenectoderm gedreht wurde, wäre zu erwarten, daß die inneren Kiemen, wenn sie aus Ectoderm entstanden wären, dorsal von den äußeren Kiemen zum Vorschein gekommen wären.

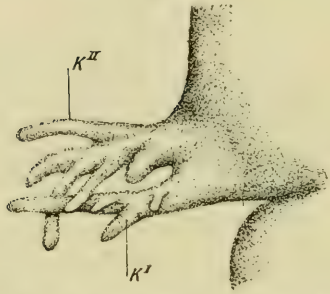
Da die Fixierung des Versuchstieres verhältnismäßig spät er-

folgte, ist nicht mehr mit Sicherheit zu entscheiden, inwiefern am Aufbau der linksseitigen Kiemen das Entoderm mitbeteiligt ist. Mit aller Wahrscheinlichkeit sind höchstens von der 3. Schlundfalte des Empfängers nach der Operation entodermale Zellen in die Kiemenanlagen eingedrungen, von der 2. und 4. keine. Deshalb können diese Kiemen, was ihr Epithel anbetrifft, als ectodermal bezeichnet werden.

Als eine Ergänzung zu dem obigen Fall sei hier noch der folgende angeführt:

Versuchstier Nr. 54b (1913).
Operiert links früh im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 6 Tagen.
Zwei Tage nach der Operation entstanden links Kiemen. In Fig. 42 sind diese am 3. Tage abgebildet. Es handelt sich hier um eine typische 1. und 2. Kiemenreihe des Spenders, die 3. fehlt vollständig. Am 4. Tage waren diese Kiemen noch größer und ihre Form mehr typisch, als in unserer Abbildung. Besonders deutlich war zu sehen, daß die zweite Reihe, die hier oral von der ersten Reihe liegt, die dorsale und ventrale Seite vertauscht hatte. Die typische erste Reihe war die ganze Zeit etwas unregelmäßig und verhältnismäßig klein. Die Circulation in diesen Kiemen war sehr lebhaft.

Fig. 42.



Nr. 54b (13). *Rana fusca.* Die linken Kiemen in dorsaler Ansicht 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. Es sind die 1. und 2. Kiemenreihe, *KI—II*, gebildet. Vergr. × 30.

Bei der Fixierung waren die rechtsseitigen Kiemen bedeckt, die linken dagegen unbedeckt und fast total atrophiert. Die Atrophie begann am 5. Tage.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß nur die 2. und 3. Schlundfalte das Ectoderm berühren, die 4. und 5. endigen blind. Offene Spalten sind nicht gebildet. Die orale Kiemenreihe sitzt auf dem ersten und die caudale auf dem zweiten Kiemenbogen des Empfängers. Die Verbindung zwischen dem gedrehten Kiemenectoderm und den Schlundfalten erfolgt nach unserer Bezeichnung: 2—4′, 3—3′, (4)—2′.

Auch in diesem Falle sind auf der operierten Seite keine inneren Kiemen gebildet, sondern nur die äußeren der 1. und 2. Reihe. Den direkten Anteil des Entoderms am Aufbau der gedrehten Kiemen kann man nicht mehr sicher feststellen. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind diese aus fast rein ectodermalem Material gebildet.

Durch die Bauchtransplantationen und teilweise auch durch die Drehungsversuche ist früher festgestellt, daß bei *Rana fusca* das Ectoderm allein ohne irgendwelchen formativen Reiz von der Seite anderer Gewebe zur Kiemenbildung fähig ist. Dabei stellt sich aber, eben bei den Bauchtransplantationen, heraus, daß die weitere Ent-

wicklung solcher Kiemen, die ohne Blutgefäße sind, eine sehr beschränkte ist. Sie gehen bald zugrunde, ohne die typische Größe zu erreichen. Wir können hier von einer Inaktivitätsatrophie (Roux) sprechen. Bei den zwei zuerst besprochenen Drehungsversuchen wird die Bedeutung der Blutgefäße noch kaum erklärt. Im ersten Falle besitzt die verlagerte Kieme kein Blutgefäß, im zweiten, wo alle drei Reihen vorhanden sind, sind die Gefäße kaum noch in Funktion getreten und fehlen sogar in der oralen Reihe.

Dagegen sind die zwei zuletzt angeführten Fälle für die Lösung der Frage nach der Bedeutung der Blutgefäße bei der Kiemenbildung besonders gut geeignet.

Es zeigt sich, daß, trotzdem die Kiemenfäden auf Kiemenbogen entstanden sind, zu welchen sie im typischen Geschehen nicht gehören, die fremden Kiemengefäße, und mit diesen Mesoderm, doch in die vom Ectoderm gebildeten Fäden hineinwachsen können und Circulation aufweisen. Die Kiemenfäden sind besonders groß und vollständig ausgebildet, ein deutlicher Beweis dafür, daß die Gefäße für die Ausgestaltung der Fäden notwendige Faktoren sind.

Aber andererseits geht ebenso deutlich hervor, daß die charakteristische Form jeder Kiemenreihe nicht im geringsten von den Blutgefäßen bestimmt wird, sondern schon in der ectodermalen Anlage determiniert ist.

So z. B. wird die in Fig. 41 abgebildete typische 3. Kiemenreihe durch das 1. Kiemenbogengefäß besorgt. Könnte dieses Gefäß wirklich einen formativen Reiz ausüben, dann müßte man erwarten, hier eine typische 1. Kiemenreihe zu finden. Der Umstand, daß hier die Kiemenreihe etwas größer ist als auf der normalen Seite, erklärt sich wahrscheinlich daraus, daß hier die Circulation früher ansetzt und lebhafter ist als auf dem 3. Kiemenbogen, zu welchem die Kieme im typischen Falle gehören sollte. Es wäre also eine Aktivitätshypertrophie.

Die in Fig. 42 abgebildete typische 1. Kiemenreihe des Spenders wird durch das 2., und die 2. typische Kiemenreihe durch das 1. Kiemenbogengefäß des Empfängers besorgt. Auch hier übt das Gefäß also keinen formativen Reiz aus. Dass die typische 1. Kiemenreihe hier etwas zu klein ist, könnte man darauf zurückführen, daß die Circulation weniger lebhaft ist als in einem typischen Fall auf dem 1. Kiemenbogen. Ob hier wirklich die Ausgestaltung dieser Kiemenreihe durch eine verminderte Blutzufuhr oder durch andere

Ursachen (z. B. Beschädigung bei der Operation) gehemmt wird, kann nicht sicher entschieden werden.

Auffallend ist noch, daß die 2. typische Kiemenreihe in Fig. 41 deutlich gedreht ist, obgleich sie hier durch ihr typisches Gefäß besorgt wird. Auch hier ist also das Ectoderm allein formbestimmend.

In Übereinstimmung mit allen typischen sog. äußeren Kiemen bei *Rana fusca* gehen auch diese verlagerten Kiemen, obgleich sie eine normale Circulation aufweisen, verhältnismäßig bald zugrunde. Es handelt sich also um einen typischen Vorgang.

e) Versuche an Bombinator (Stadien mit Kiemen).

Nachdem wir die eindeutigen experimentellen Belege für die Bedeutung des Ectoderms bei der Kiemenbildung von *Rana fusca* kennen gelernt haben, kehren wir zu *Bombinator* zurück, bei welchem verwickeltere Zustände bestehen, und beschäftigen uns mit denjenigen Fällen, bei denen schon sichtbare Kiemen gebildet sind. Hierbei kann von meinem Material nicht jeder Fall einzeln beschrieben werden; ich habe nur die charakteristischsten ausgewählt. Ich will schon hier, um später eine ständige Wiederholung zu vermeiden, betonen, daß wenn nichts anderes gesagt wird, es sich bei den gedrehten Kiemen nur um die erst auftretende, also um die orale Reihe auf jedem Bogen, handelt.

Versuchstier Nr. 199 (1911). Operiert im III. Stadium links, homoplastische Transplantation, fixiert nach 24 St.

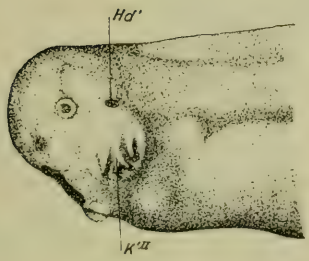
Äußerlich waren bei der Fixierung auf der normalen Seite zwei Kiemenreihen mit Circulation zu sehen, die 3. war noch sehr klein. Auf der operierten Seite sah man drei kleine Vorwölbungen, von denen die mittlere ventral gespalten war (Fig. 43). Wie die Schnittserie zeigt, sind diese drei Vorwölbungen wirkliche Kiemenanlagen.

Mit dem transplantierten Ectodermstück sind fast das ganze Hörbläschen und die Nerven VII + VIII mitgedreht. Auf der operierten Seite sind alle fünf Schlundfalten des Empfängers gut entwickelt und berühren das Ectoderm, aber die 4. und 5. nur mit ihrer Spitze. Die drei sichtbaren Kiemenanlagen alternieren mit typisch entwickelten äußeren ectodermalen Kiementaschen. Besonders tief (Fig. 44) ist diejenige zwischen der 2. und 3. Kiemenreihe. Wie der Horizontalschnitt zeigt, dringt sie in das distale Ende der 3. Schlundfalte hinein und spaltet es in fast normaler Weise. Die 2. Schlundfalte berührt die zwischen der 1. und 2. Kiemenreihe liegende Tasche. Sogar oral von der 1. Kiemenanlage ist eine Tasche angedeutet, die das distale Ende der 1. Schlundfalte berührt. In dem Schnitt, welchen Fig. 44 darstellt, ist dies nicht deutlich zu sehen. Weniger ausgeprägt wird caudal die hinterste Kiemenreihe durch eine Tasche begrenzt. Von den erwähnten Anlagen der drei Kiemenreihen liegt die orale zwischen der 1. und 2. Schlundfalte des Empfängers, also auf dessen Hyoidbogen. Normalerweise entsteht hier nie eine Kieme. In diesem Falle fehlen alle Entodermzellen, die Anlage ist rein ectodermal; sie muß bei der Transplantation

an diese Stelle gebracht worden sein. Die mittlere Reihe, die am besten entwickelt ist, sitzt auf dem 1. Kiemenbogen des Empfängers. Von der 2. und besonders von der 3. Schlundfalte dringen einige entodermale Zellen in dieselbe hinein, etwa wie bei der normalen Entwicklung. Den Unterschied zwischen Ecto- und Entoderm sieht man gut. Doch muß auch diese Kiemenanlage als eine hauptsächlich ectodermale Bildung aufgefaßt werden. Dasselbe gilt auch für die hinterste Kiemenanlage.

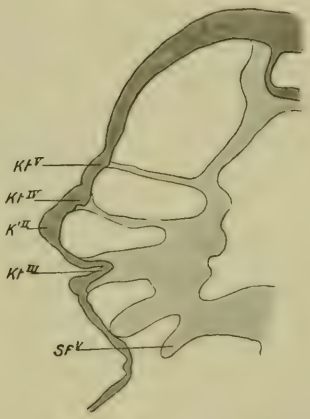
Daß es sich in diesem Fall um die drei ectodermalen Kiemenreihen des Spenders handelt, ist sicher. Ganz besonders spricht dafür der Umstand, daß oral von der 2. Schlundfalte des Empfängers,

Fig. 43.



Nr. 199 (11). *Bombinator*-Larve 1 Tag nach der Drehung des Kiemenectoderms im III. Stadium. Die Kiemen eben angedeutet. *Hd'* gedrehte Hautdrüse; *K' II* gedrehte Kiemenreihe des Spenders. Vergr. × 13.

Fig. 44.



Nr. 199 (11). Horizontalschnitt durch die Kiemengegend derselben Larve wie Fig. 43. Ecto- und Entoderm unterschieden. *Kt III—V* 3.—5. äußere (ectodermale) Kiementasche; *K' II* 2. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Sf V* 5. Schlundfalte. Vergr. × 56.

also auf seinem Hyoidbogen, eine Kiemenanlage sitzt, die nichts anderes als die 3. typische Reihe des Transplantates sein kann. Ziehen wir die typisch entwickelten ectodermalen Kiemenfurchen in Betracht, so ergibt sich folgender Befund für die Beziehungen zwischen Ento- und Ectoderm: 4—2', 3—3', 2—4', 1—5'; es entspricht dieser Befund dem Schema in Fig. 35C.

Dieser Fall ist ein Beweis dafür, daß auch bei *Bombinator* die Kiemenentwicklung an die im Ectoderm schon bei der Operation vorhandenen Anlagen gebunden ist. Weil die Operation erst im III. Stadium gemacht wurde, waren die Taschenleisten 1—3 des Spenders schon in Berührung mit dem Entoderm, die 4. und 5. aber nicht. Möglicherweise sind bei ersteren sogar vereinzelte Entodermzellen mitgedreht. Bei denen ist also nicht ausgeschlossen, daß die

Berührung mit dem Entoderm bereits eine gewisse Rolle für die Differenzierung des Ectoderms vor der Operation gespielt haben konnte, oder daß nach der Operation vicariierend das Entoderm des Empfängers die Rolle übernommen hat.

Für die vom Entoderm unabhängige Differenzierung des Ectoderms spricht doch hier das Vorhandensein einer Kiemenanlage oral von der 2. Schlundfalte des Empfängers. Typischerweise wird hier nur das Operculum und keine Kiemenfäden gebildet. In diesem Falle hat diese Anlage, die 3. Reihe des Spenders, vor der Operation keine Beziehungen zum Entoderm des Spenders gehabt, da sie zwischen 4. und 5. Schlundfalten entsteht, welche beide noch nicht zur Zeit der Operation das Ectoderm berühren. Auch nachträglich auf dem Empfänger ist diese Kiemenanlage rein ectodermal, sie wird nur proximal von der 1. und 2. Schlundfalte berührt. Nun kann man gewiß den Einwand machen, daß der Anstoß zur Entwicklung der ectodermalen Kiemenanlage durch die beiden Schlundfalten gegeben wird. Diese Annahme ist wohl nicht direkt als unrichtig zu beweisen, ist aber sehr unwahrscheinlich, da in der typischen Entwicklung die Schlundfalten an der betreffenden Stelle keine, für die Kiemenbildung ausschlaggebende, Reizwirkung ausüben. Durch die Bauchtransplantationen ist übrigens schon nachgewiesen, daß das Kiemenectoderm ohne Anregung des Entoderms die Kiemenbildung anfangen kann.

Nach meinen Erfahrungen bei anderen ähnlichen Fällen zu urteilen, wären in diesem Fall, falls die Entwicklung des Versuchstieres nicht durch die Fixierung abgebrochen worden wäre, die Kiemenanlagen weiter differenziert. Die 3. Schlundspalte wäre sicher durchgebrochen, möglicherweise auch die 2. und 4. Die zwei hinteren Kiemenreihen hätten Circulation bekommen; in der oralen von ihnen sind schon jetzt deutliche Gefäßanlagen vorhanden.

Versuchstier Nr. 206 (1911). Operiert links im II. Stadium, fixiert nach 2 Tagen, Autoplastik.

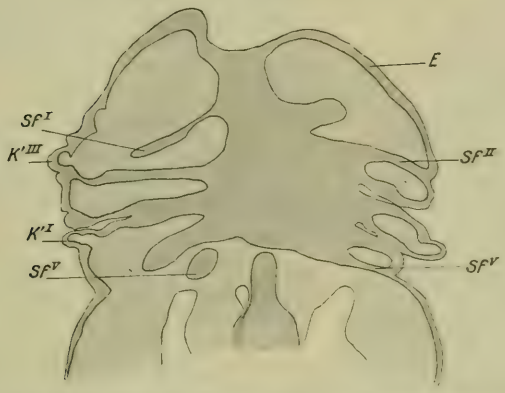
Bei der Fixierung waren rechts drei Reihen Kiemenfäden mit Circulation vorhanden, eine Opercularfalte angedeutet, links kleinere unregelmäßige, etwas nach vorn gerichtete Kiemenanlagen ohne Circulation. Ein kleines Stück des Hörbläschens ist mitgedreht und liegt ventral von den Kiemen. Die Schlundfalten sind gut ausgebildet, die 2. und 3. erreichen das Ectoderm, die 1., 4. und 5. endigen blind. Im gedrehten Ectoderm sind vier Kiementaschen zu sehen, oral und caudal von jeder Kiemenreihe. Die vorderste ist nicht besonders deutlich.

Auf der normalen Seite ist die 3. und 4. Schlundspalte offen, auf der operierten die 3. (Fig. 45). Die etwas unregelmäßigen, gedrehten Kiemen des

Spenders lassen sich in drei Reihen anordnen. Die vorderste liegt oral von der 2. Schlundfalte, die mittlere zwischen der 2. und 3. und die hinterste caudal von der 3. Die zwei hinteren haben deutliche Blutgefäße. Das Entoderm beteiligt sich nur wenig am Aufbau der gedrehten Kiemen. In Fig. 45 sieht man diese nicht deutlich, weil sie mehr ventral liegen als der Schnitt geführt ist.

In diesem, wie im vorigen Fall steht fest, daß es sich um die drei vordersten typischen ectodermalen Kiemenreihen des Spenders handelt. Die Vereinigung des Ecto- und Entoderms erfolgt wieder:

Fig. 45.



Nr. 206 (11). Horizontalschnitt durch die Kiemenregion einer *Bombinator*-Larve 2 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. *E* Ecto-Entoderm; *K' I, III* 1., 3. gedrehte Kiemenreihe des Spenders. *Sf II—V* 2.—5. Schlundfalte. Vergr. × 45.

(4)—2′, 3—3′, 2—4′, (1)—5′, also dem Schema in Fig. 35C entsprechend.

Dieser Fall stellt einen noch deutlicheren Beweis als der vorige dafür dar, daß die Kiemenentwicklung von den schon bei der Operation vorhandenen, ectodermalen Anlagen des Spenders abhängig ist. Da die Operation im II. Stadium ausgeführt wurde, hätten nur die 1. und 2. Taschenleiste vom Ectoderm beeinflußt sein können. Bereits für die 2. Kiemenreihe, die zwischen 3. und 4. Taschenleiste zu erwarten ist, ist dies ausgeschlossen, noch mehr für die 3. Später hätte allerdings in diesem Falle vicariierend eine Beeinflussung durch die neuangeknüpfte Verbindung mit den Schlundfalten des Empfängers erfolgen können. Nach dieser Richtung ist also dieser Fall nicht ganz eindeutig.

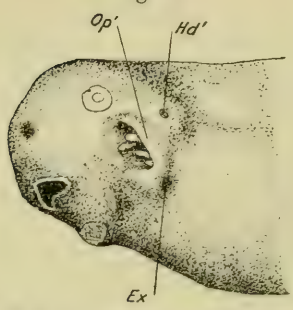
Versuchstier Nr. 135 (1911). Operiert links im III. Stadium, fixiert nach 3 Tagen, Autoplastik.

Es entwickelten sich auf der operierten Seite am 2. Tage nach vorn gerichtete kleine Kiemenanlagen. Bei der Fixierung waren rechts die Kiemen von

der Opercularfalte vollständig bedeckt. Links ist (Fig. 46) eine ganz besonders typische, von caudal und dorsal nach ventral und oral sich entwickelnde Opercularfalte vorhanden. Oral von dieser liegen, teilweise von ihr bedeckt, stark nach vorn gerichtete Kiemenfäden. Diese besaßen bei der Fixierung Circulation. Nach Erfahrungen bei ähnlichen Fällen zu urteilen, wären diese Kiemen binnen 2 Tagen von der Opercularfalte vollständig bedeckt und in einen Peribranchialraum eingeschlossen worden.

Caudal und ein wenig ventral von der gedrehten Opercularfalte sieht man eine tiefe Einbuchtung der Haut. Am Boden dieser liegt die Extremitätenanlage. Es handelt sich hier um die Anlage des caudalen Teiles des normalen Peribranchialraumes. Bei der Operation ist also der caudale Schnitt durch das Ectoderm so geführt, wie das Schema, Fig. 35 A, veranschaulicht.

Fig. 46.



Nr. 135 (11). *Bombinator*-Larve 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im III. Stadium. *Ex* Grube, welche die Lage der Extremität angibt; *Hd'* gedrehte Haftdrüse; *Op'* gedrehte Opercularfalte. Vergr. × 15.

Die Schlundfalten des Empfängers sind auf der operierten Seite alle gut ausgebildet. Mit dem Ectoderm in Berührung kommen aber nur die 3. und 4. Dabei brechen die betreffenden Spalten durch.

Die sehr typisch ausgebildete Opercularfalte bietet uns einen sicheren Anhaltspunkt für die Beurteilung der Lage des gedrehten Ectoderms im Verhältnis zu den Schlundfalten. Oral von der Opercularfalte, [Fig. 50], liegt die offene 4. Schlundspalte, dann kommen weiter oralwärts zwei Reihen Kiemen, welche auf dem 2. und 1. Kiemenbogen des Empfängers sitzen. Es sind die 1. und 2. Kiemenreihe des Spenders, welche typischerweise zum 2. und 3. Bogen gehören. Eine dritte mehr orale Reihe ist kaum angedeutet. Die 2. Schlundfalte berührt, wahrscheinlich infolge einer Beschädigung bei der Operation nicht das Ectoderm, wie dies auf der normalen Seite der Fall ist.

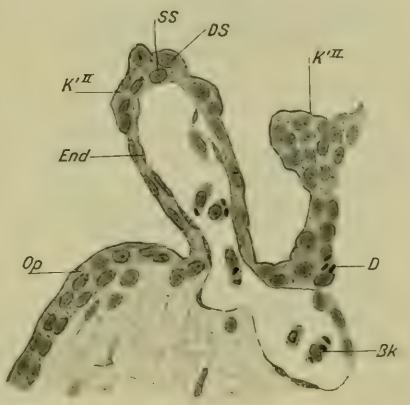
Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm erfolgt in diesem Falle nach unserer Bezeichnung: 4—2′, 3—3′, (2)—4′.

Eine neue interessante Tatsache tritt bei diesem Fall zutage. Durch die Kombination 4—2′ ist wider Erwarten eine offene Spalte entstanden. Bei *Bombinator* bricht, wie bei der typischen Entwicklung geschildert wurde, die 2. Schlundspalte nicht nach außen durch. Folglich wird man im Ectoderm an der entsprechenden Stelle keine Disposition für einen Durchbruch erwarten. Daß er trotzdem erfolgt, ist erklärlich, wenn man bedenkt, daß die beteiligte 4. Schlundfalte regelmäßig durchbricht. Das Entoderm hat also hier die Entscheidung. Die nähere Besprechung dieser und ähnlicher Fälle folgt später.

Neu ist auch in diesem Fall für *Bombinator*, daß zwei etwas

unregelmäßige, aber deutlich mit Circulation versehene Kiemenreihen entstehen. Verfolgt man die Schnittserie von dorsal nach ventral, so ist deutlich zu sehen, daß in der caudalen Kiemenreihe, schon dorsal von der Vereinigungsstelle des Ectoderms mit dem Entoderm, zwei Kiemenfäden mit Blutgefäßen vorhanden sind. Wie Fig. 47 zeigt, sind diese rein ectodermale Bildungen. Das Epithel besteht aus einer einschichtigen Ectodermschicht, welche eine direkte Fortsetzung des zweischichtigen Kopfectoderms bildet. Nur in der Spitze des Kiemenfadens sind zwei Reihen Ectodermzellen vorhanden. Dicht am Epithel liegt das Endothel des Gefäßes. Die Kieme ist also ganz normal gebaut. Verfolgt man die Schnitte in ventraler Richtung, so ist deutlich zu sehen, wie die folgenden Kiemenfäden von der das Ectoderm berührenden Schlundfalte entodermale Zellen bekommen. Diese Zellen dringen aber nicht tief hinein. Folglich müssen auch diese Fäden als ectodermal bestimmte Bildungen bezeichnet werden, um so mehr, als auch ihre orale Richtung ein Beweis für die formbestimmende Rolle des Ectoderms gegenüber dem Entoderm, ist. Den Unterschied zwischen Ecto- und Entoderm sieht man in diesem Falle histologisch sehr deutlich, weil jenes vollkommen dotterfrei ist, dieses dagegen große Dotterkörnchen besitzt. In Fig. 47 ist eine von diesen Entodermzellen sichtbar (*D*); einige Schnitte tiefer reicht die ganze Schlundfalte bis an das Ectoderm heran.

Fig. 47.

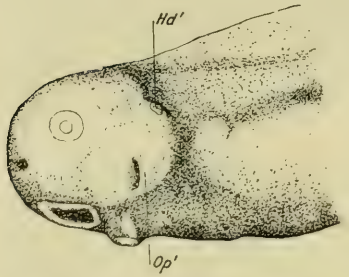


Nr. 135(11). Horizontalschnitt durch einen dorsalen linken Kiemenfaden derselben Larve wie Fig. 46. *Bk* Blutkörperchen; *D* Dotterkörnchen; *DS* Deckschicht; *End* Endothel; *K' I—II* 1—2. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte, *SS* Sinnesschicht. Vergr. × 235.

Der vorliegende Fall ist insofern interessant, als die Circulation, die schon erwähnt wurde, auch in rein ectodermalen Kiemenfäden beobachtet wurde. Rein ectodermale Kiemen einigermaßen weit zu züchten, ist mir oft gelungen. Dagegen ist es schwer, gleichzeitig auch Circulation zu bekommen. Wie die normale Entwicklung lehrt, werden die Kiemengefäße bei *Bombinator* früh vom Entoderm eingeschlossen. Deshalb gelingt es schwer, in ihrem Gebiet eine

rein ectodermale Kieme zu erzeugen. Doch liegt dorsal von der Stelle, an welcher die Schlundfalten das Ectoderm berühren (siehe Fig. 13), eine hierfür günstige Stelle; in der Tat haben sich auch in diesem Falle die ectodermalen Kiemen an jener Stelle gebildet. Soviel meine Experimente zeigen, bilden nur die Schlundbogengefäße Kiemencapillaren; von anderen Kopfgefäßen habe ich nie Kiemengefäße erhalten.

Fig. 48.



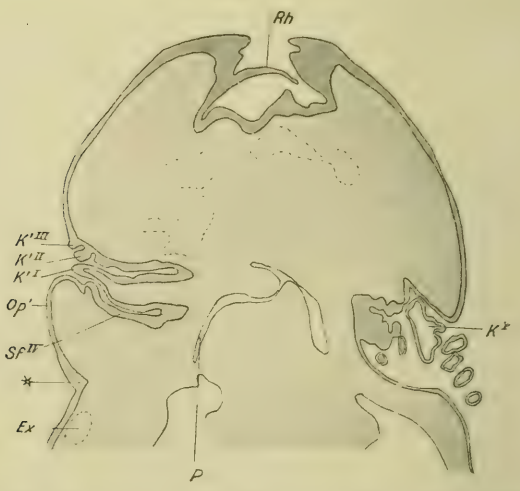
Nr. 198 (11). *Bombinator*-Larve 2 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im III. Stadium. Die gedrehten Kiemen von der Opercularfalte fast bedeckt. *Hd'* gedrehte Haftdrüse; *Op'* gedrehte Opercularfalte. Vergrößerung × 13.

Versuchstier Nr. 198 (11). Operiert links im Anfang des III Stadiums, fixiert nach 2 Tagen, Autoplastik.

Auf der operierten Seite entstand fast gleichzeitig eine etwa um 180° gedrehte Opercularfalte und oral von dieser Kiemenanlagen. Bei der Fixierung waren diese äußerlich kaum zu sehen (Fig. 48), weil sie klein und von der Falte bedeckt waren. Die normale Seite hatte halb bedeckte Kiemen.

Ein Stück des Hörbläschens ist mitgedreht und liegt ventral von den Kiemen. Die 2. und 5. Schlundfalte endigen blind, die 3. und 4. berühren das Ectoderm und die betreffenden Spalten brechen durch. Die außerordentlich

Fig. 49.

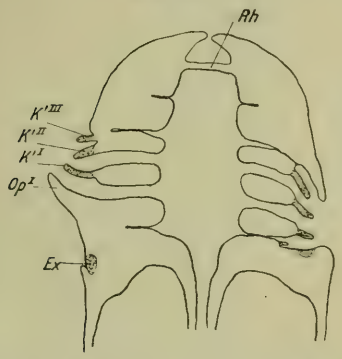


Nr. 198 (11). Horizontalschnitt durch die Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 48. *Ex* Extremität; *K' I—III* 1.—3. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte; *Sf IV* 4. Schlundfalte; *P* Pericardialhöhle; *Rh* Rachenhaut; * hinterer Rand des gedrehten Ectodermstückes. Vergrößerung × 32.

typische, wenn auch noch wenig entwickelte Opercularfalte gestattet in diesem Fall mit größter Wahrscheinlichkeit die Lage des gedrehten Ectodermstücks festzustellen. Die oral von dieser liegenden Kiemenfäden lassen sich in drei Reihen anordnen, Fig. 49, 50. Die hinterste sitzt auf dem 2. Kiemenbogen des Empfängers, die mittlere auf dem 1. Kiemenbogen und die wenig entwickelte vorderste auf dem Hyoidbogen. Die Vereinigung zwischen Ecto- und Entoderm hat hier folgendermaßen stattgefunden: 4—2′, 3—3′, (2)—4′, (1)—5′.

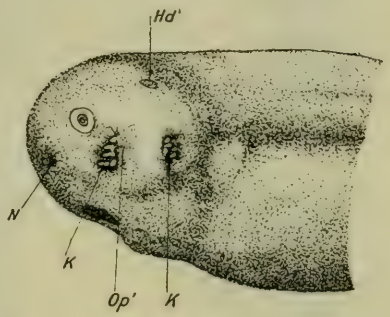
Hervorgehoben sei, daß auch in diesem Fall ein Durchbruch der Spalte bei der Kombination 4—2′ stattfindet. In diesem, wie im vorigen Falle kommt das gedrehte Ectoderm wohl in Berührung mit den Schlundfalten. Dagegen beteiligt sich das Entoderm des Emp-

Fig. 50.



Schematischer Horizontalschnitt durch die Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 49. *Ex* Extremität; *K' I—III* 1.—3. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte.

Fig. 51.



Nr. 99 (11). *Bombinator*-Larve in seitlicher Ansicht 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. *K'* gedrehte Kiemen des Spenders; *K* regenerierte Kiemen des Empfängers; *N* Nase; *Op'* gedrehte Opercularfalte. Vergr. × 15

fängers histologisch kaum direkt am Aufbau der gedrehten Kiemen. Folglich sind sie, wie in den früheren Fällen, ein Beweis für die formbildende Bedeutung des Ectoderms.

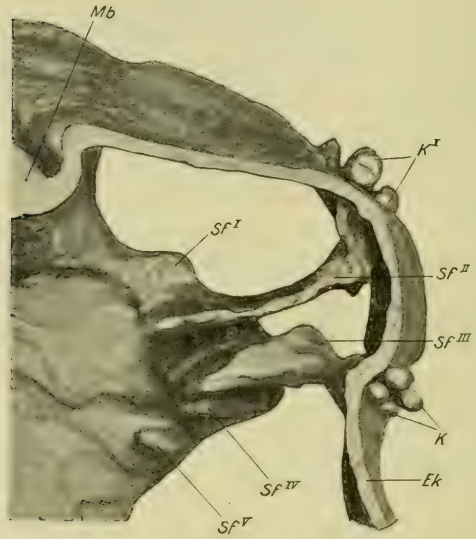
Versuchstier Nr. 99 (1911). Operiert im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 3 Tagen.

Das Operationsprotokoll gibt an, daß das gedrehte Stück weit oral verschoben wurde, wobei caudal von diesem eine breite offene Lücke durch regeneriertes Ectoderm bedeckt werden mußte. Am 2. Tage entwickelten sich weit oral kleine nach vorn gerichtete Kiemenanlagen. Das Aussehen des Versuchstieres am 3. Tage zeigt Fig. 51. Dicht caudal und ventral vom Auge liegen fünf nach vorn gerichtete Kiemenfäden. Diese sind caudal von einer kleinen Opercularfalte begrenzt. Eine Circulation wurde in diesen Fäden nicht wahrgenommen. Caudal von der 1. Kiemengruppe folgt noch eine 2., bestehend aus etwa vier ganz kleinen Anlagen. Zwischen diesen liegt mitten drin, als eine tiefe Einsenkung, die Öffnung einer offenen Schlundspalte, hier die 3. des Empfängers. Auf der normalen Seite sind die Kiemen von der Opercularfalte etwa halb bedeckt.

Das Hörbläschen und die Nerven VII+VIII sind mitgedreht und liegen weit ventral von den Kiemen. Infolge einer Beschädigung bei der Operation ist ventral von der Hörbläschenanlage ein kleines Stück losgesprengt; es hat sich zu einem kleinen Nebenhörbläschen entwickelt.

Das Kiemengebiet dieses Tieres habe ich als Wachsmodell plastisch rekonstruiert, um ein genaues Bild davon zu gewinnen (Fig. 52). Merkwürdigerweise sind nur die 2. und 3. Schlundfalte entwickelt, die übrigen sind stark rückgebildet. Für die 4. und 5. Falte war nicht zu erwarten, obgleich sie auch keine Beziehung zum Ectoderm haben, daß sie schon so früh fast total zugrunde gehen. Die einzige mögliche Ursache dafür sehe ich darin, daß nach der Transplantation bei der Heilung der Hautwunde, die im Gebiet dieser zwei Schlundfalten lag, diese durch Abstoßung von Zellen beschädigt und zusammengepreßt wurden und folglich in ihrer Entwicklung zurückblieben. Die 2. Schlundfalte steht in Beziehung zu der vorderen Kiemengruppe und ist distal stark nach vorn gebogen, sonst kräftiger als die entsprechende auf der normalen Seite (Fig. 53), die distal schon ganz dünn ist.

Fig. 52.



Photographie eines Wachsplattenmodells, welches die linke Kiemenregion desselben Tieres wie Fig. 51 darstellt; ventrale Ansicht. Nur das Ecto- und Entoderm sind berücksichtigt. Die Grenzen zwischen den beiden Schichten sind nicht im Bild zu sehen. *Ek* Ectoderm(Haut); *K* regenerierte Kiemen des Empfängers; *KI* Kiemen aus dem gedrehten Ectoderm des Spenders entstanden; *Mb* Mundbucht; *SfI—V* 1.—5. Schlundfalte. Vergr. × 61.

Die gedrehten vorderen Kiemen stehen in zwei Reihen dicht oral von der Opercularfalte; von dieser durch eine tiefe äußere Kiementasche begrenzt, liegt ein großer Kiemenfaden mit Blutgefäßen. Weiter oral von diesem, wieder durch eine sehr typische, mit der 2. Schlundfalte in Berührung tretende Kiementasche begrenzt, folgen die übrigen Fäden. Die Kiemenreihen absolut sicher zu identifizieren, gelingt in diesem Falle nicht, weil die Kiemen unregelmäßig gestellt sind. Nach der Stellung zur typischen, wenn auch noch unentwickelten Opercularfalte zu urteilen, hätten wir Angehörige der 1. und 2. Reihe des Empfängers vor uns, die 3. Reihe ist nicht entwickelt. Da die Kiemenfäden neben der Opercularfalte sitzen, nehme ich an, daß in dem gedrehten Stück zwischen Operculum und den nebensitzenden Kiemen eine Kiementasche (die zweite) nicht eutlich entwickelt ist. Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm erfolgt nach unserer Bezeichnung: (3]—2′), 2—3′, (1)—4′, also in etwas anderer Weise als im Schema Fig. 35 C.

Das Besondere dieses Falles ist die orale Lage der gedrehten

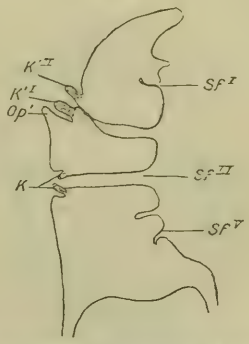
Kiemen und die Biegung der 2. Schlundfalte oralwärts. Erklärt wird dieses dadurch, daß mit dem gedrehten Stück die Kiemenanlagen weit oral verschoben sind. Die Biegung der Schlundfalte ist wahr-

Fig. 53.

Nr. 99(11). Horizontalschnitt durch den ventralen Teil der Kiemenregion derselben Larve wie in der vorigen Figur. Der Durchbruch der 3. linken Schlundfalte erfolgt etwas mehr ventral als dieser Schnitt liegt. *K' I—II* 1.—2. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte; *Rh* Rachenhaut. Vergr. ×36.

scheinlich in folgender Weise auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen. Es hat wahrscheinlich früh eine Verbindung 2—3' stattgefunden. Durch das Wachstum der Opercularfalte wurde das oral von dieser liegende Gebiet etwas nach vorn gedrängt, und dabei auch die dritte äußere Tasche und das mit dieser verbundene distale Ende der Schlundfalte in dieser Richtung ausgezogen. Eine offene Spalte hat sich hier nicht gebildet. Ich denke mir, daß die 1. Taschenleiste des Transplantats nicht rechtzeitig mit der 3. Schlundfalte in Verbindung trat und deshalb von dieser immer weiter wegrückte. Die 3. Schlundtasche des Empfängers hat infolgedessen die Verschiebung nach vorn nicht mitgemacht, sondern ist in typischer Weise nach hinten gewachsen, um dort Verbindung mit dem Regenerat (3. ectodermale Kiementasche des Empfängers) zu finden. Die 3. ectodermale Kiementasche ist also 2 mal gebildet,

Fig. 54.

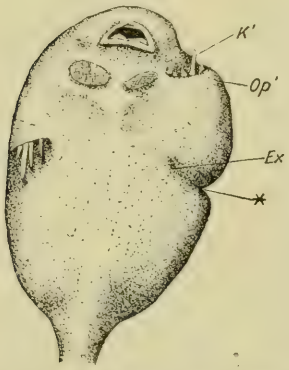


Schematisch. Durchschnitt durch die linke Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 53. *K' I—II* 1. bis 2. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *K* regenerierte Kiemen des Empfängers; *Op'* gedrehte Opercularfalte; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte.

einmal vorn vom Spender und einmal weiter hinten vom Empfänger. Bei starker Vergrößerung ist der histologische Unterschied zwischen Ecto- und Entoderm sehr deutlich im Gebiet der Kiemen zu sehen; man kann daraus erkennen, daß in die vorderen Kiemenfäden nur einige Entodermzellen eingedrungen sind. Die zwei dorsalen Fäden der oralen Reihe sind sogar rein ectodermal.

Die Entwicklung der 3. Schlundfalte, welche mit dem Ectoderm in Berührung kommt, und das Durchbrechen der betreffenden Spalte bieten einen einzig dastehenden Fall unter meinen Drehungsversuchen. Die kleinen Kiemenanlagen liegen oral und caudal von der Spalte und enthalten alle einige entodermale Zellen. Wie sind nun diese Kiemenanlagen zustande gekommen? Nach meiner Erfahrung können bei Drehungen Kiemen da entstehen, wo im Ectoderm des Spenders Anlagen von solchen vorgebildet sind. Hier kann es sich aber nicht um solche handeln, denn es ist zweifellos, daß alle diese im gedrehten Stück oral von der Opercularfalte liegen, Fig. 54. Auch ist nicht anzunehmen, daß es sich um ursprüngliches, an der typischen Stelle zurückgelassenes Kiemenectoderm des Empfängers handelt, denn in diesem Falle müßten die 4. und 5. Schlundfalte unbeschädigt sein und die 3. Kiemenreihe hätte sich normal entwickeln müssen. Es muß sich deshalb um ein Regenerat von Kiemen handeln. Da der hintere Rand des gedrehten Stückes oral von der 3. Schlundfalte liegt, so ist das Gebiet caudal von dieser durch regeneriertes Ectoderm gebildet. Charakteristisch ist, daß es da, wo die 3. Schlundfalte das neu entstehende Ectoderm berührt, zur Kiemenbildung gekommen ist. Das gleiche werde ich später an besonderen Regenerationsversuchen noch beschreiben.

Fig. 55.



Nr. 187 (11). *Bombinator*-Larve 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im I. Stadium. *Ex* Lage der Extremität; *K'* gedrehte Kiemen des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte; * Grenze zwischen dem gedrehten und unberührten Ectoderm. Vergr. × 13.

Versuchstier Nr. 187 (1911). Operiert links im I. Stadium, Autoplastik; fixiert nach 3 Tagen.

Ein verhältnismäßig großes Ectodermstück wurde umgedreht und gleichzeitig etwas nach vorn verschoben.

Am 2. Tage bildeten sich weit oral deutliche Kiemenanlagen und caudal von diesen eine Opercularfalte. Fig. 55 zeigt das Tier bei der Fixierung am 3. Tage. Durch die Drehung des Ectoderms ist in diesem Fall eine sehr typische Drehung

der Opercularfalte und der Kiemen erfolgt. Auffallend ist ihre orale Lage. Die Kiemenfäden, in welchen bei der Fixierung eine schwache Circulation zu sehen war, sind größtenteils von der Opercularfalte bedeckt.

Bei der Operation ist etwa $^2/_3$ des Hörbläschens nebst dem distalen Teil der Nerven V, VII + VIII und IX + X mitgedreht, und diese liegen jetzt ventral von den Kiemen, ein Stück der linken Haftdrüse dagegen dorsal von diesen.

Den Munddarm der operierten Seite habe ich nach der horizontalen Schnittserie graphisch rekonstruiert. Fig. 56 A zeigt denselben in dorsaler und Fig. 56 B

Fig. 56 A. Fig. 56 B.

Nr. 187 (11). Eine graphische Rekonstruktion der linken Seite des Kiemendarmes derselben Larve wie Fig. 55. A in dorsaler, B in ventraler Ansicht. In A ist nur im untersten Schnitt das Ectoderm dargestellt, in B Teile desjenigen Ectoderms, welches mit dem Entoderm in Berührung tritt. *Ek* Ectoderm; *K'* gedrehte Kiemen des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte; *Z* Einstülpungen des Ectoderms des Spenders in Kontakt mit der 3. Schlundfalte. Vergr. × 70.

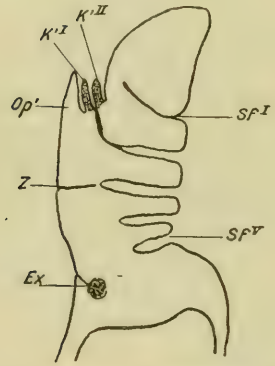
in ventraler Ansicht. Alle Schlundfalten, auch die 1., sind gut ausgebildet, aber nur die 2. und 3. berühren das Ectoderm, die übrigen enden blind. Von der 3. Schlundfalte geht, etwa in ihrer Mitte, eine ganz dünne Spitze bis in die Nähe der Haut. Diese sendet ihr einen schmalen Faden entgegen, so daß das Ento- und Ectoderm sich berühren. Mehr ventral geht ein zweiter langer ectodermaler Faden bis zum Entoderm. Diese beiden ectodermalen Einstülpungen sind äußerlich auf der Haut nicht zu sehen; sie haben auch gar nicht die Form einer ectodermalen Kiementasche. Eine solche wäre in dem Ectoderm des Spenders an dieser Stelle nicht zu erwarten, da die Lage des Operculums im gedrehten Stück dies ausschließt.

Die Entstehung dieser Hauteinstülpungen kann ich mir nur schwer erklären. Ähnliche Fadenbildungen kommen in anderen Fällen ab und zu vor, aber immer an ganz beliebigen Stellen und ohne irgendwelchen Zusammenhang mit dem

Entoderm. Möglicherweise werden sie durch eine Beschädigung des Ectoderms bei der Operation verursacht. In diesem Fall könnte man aber daran denken, daß unter dem Einfluß des Entoderms die Bildung von ectodermalen Kiementaschen möglich sei, auch da, wo im transplantierten Ectoderm keine vorgebildet sind. Ich glaube, daß dies nicht zutrifft, denn sonst hätte ich sicher häufiger solche Fälle zu Gesicht bekommen. Ich bin deshalb geneigt, den Zusammenhang dieser Ectodermbildungen mit dem Entoderm für einen Zufall zu halten.

Eine ganz eigenartige Form besitzt die 2. Schlundfalte, die in Berührung mit den weit oral liegenden Kiemen steht. Dorsal ist sie ganz normal, aber ventral und distal sehr stark nach vorn gebogen, Fig. 56. Ventral zwischen dem Hyoid- und dem 1. Kiemenbogenknorpel schnürt sich das Ende der Falte stark zusammen, breitet sich dann wieder aus und berührt auf einer ziemlich großen Fläche das Ectoderm, welches hier eine tiefe Einsenkung bildet. Auf der normalen rechten Seite ist das distale Ende der entsprechenden Falte in typischer Weise fast atrophiert; man sieht nur noch ventral eine ganz dünne Reihe dotterhaltiger Zellen, die bis zur Haut hinreichen.

Fig. 57.



Schematischer Horizontalschnitt durch die linke Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 56. *K' I—II* 1.—2. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Z* ectodermale Einstülpung.

In der Umgebung der Berührungsstelle der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm sind 5 ziemlich lange Kiemenfäden im Transplantat entstanden. Durch das Vorhandensein der sehr typischen Opercularfalte gelingt es mit einiger Wahrscheinlichkeit, die Lage des gedrehten Ectoderms festzustellen. Daß die Opercularfalte nur aus der ursprünglichen ectodermalen Anlage entstanden sein kann, ist klar. Sonst könnte man unmöglich erklären, wie sie überhaupt zustande gekommen wäre.

Die gedrehten Kiemen lassen sich in zwei, wenn auch nicht ganz typische, Reihen anordnen, eine dritte fehlt, Fig. 57. Die eine liegt oral, die andere caudal von der Berührungsstelle der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm. Drei ectodermale Kiementaschen sind vorhanden, die mittlere zwischen den beiden Kiemenreihen ist besonders tief und in Berührung mit der 2. Schlundfalte. Ein Durchbruch der 2. Kiemenspalte findet nicht statt. Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm hat danach in diesem Fall in folgender Weise stattgefunden: (3)—2′, 2—3′, (1)—4′.

In diesem Fall ist eine Ähnlichkeit mit dem vorhergehenden darin zu erkennen, daß die Opercularfalte und die Kiemen weit oral liegen; es hängt dies anscheinend mit verschiedenen Ursachen zusammen. Bei der Transplantation ist erstens das gedrehte Stück etwas nach vorn geschoben, so daß die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm nach dem Schema: 4—1′, 3—2′, 2—3′, 1—4′ hätte stattfinden können. In der Tat erfolgt nur die Verbindung 2—3′. Die Biegung der 2. Schlundfalte nach vorn kann erst nach der Transplantation erfolgt sein, und zwar durch den Druck der nach vorn wachsenden Opercularfalte. Die 2., 3. und 4. ectodermale

Kiementasche des Transplantates lagen anfangs mehr caudal, wurden aber dann nach vorn verschoben und gleichzeitig mit ihnen das distale Ende der 2. Schlundfalte des Empfängers, das mit der 3. Tasche des Spenders verbunden ist. Daß der Druck der nach vorn wachsenden Opercularfalte auf die betreffenden Ectodermpartien derart einwirken kann, hängt mit der geringen Befestigung des ganzen Ectoderms mit dem Entoderm in diesem Gebiet zusammen.

Hervorzuheben ist, daß trotz der passiven Verschiebung nach vorn das distale Ende der 2. Schlundfalte weniger atrophiert ist als das entsprechende auf der normalen Seite. Im typischen Geschehen, wenn 2—2′ sich vereinigen, tritt bald Atrophie ein; hier ist in dieser Kombination der ectodermale Komponent geändert, da statt 2′ in unserem Fall 3′ gesetzt ist. Es läßt dies auf eine besondere Rolle des Ectoderms schließen. Darauf werde ich später näher eingehen.

Die Beteiligung von Entoderm des Empfängers am Aufbau der Kiemen des Transplantates ist in diesem Fall mikroskopisch sehr deutlich zu erkennen, weil das Entoderm noch viel und das Ectoderm gar keinen Dotter enthält. Bei starker Vergrößerung bemerkt man, daß der dorsalste Kiemenfaden in beiden Reihen vollkommen dotterfrei ist, die übrigen aber innen proximal teilweise mit dotterhaltigen Zellen bekleidet sind. Die verhältnismäßig wenigen, mit dem Ectoderm in Berührung kommenden Entodermzellen sind für die Form und Größe der gedrehten Kiemenfäden belanglos. Dagegen ist hier vollkommen die Beteiligung oder Beeinflussung seitens des Entoderms des Spenders auszuschließen, weil das Transplantat vom I. Stadium entnommen wurde. In diesem findet an keiner Stelle im Kiemengebiet eine Berührung des Entoderms mit dem Ectoderm statt. Es sind also sämtliche gebildete Kiemenfäden ohne direkte Berührung durch das Entoderm des Spenders aus dessen Ectoderm entstanden.

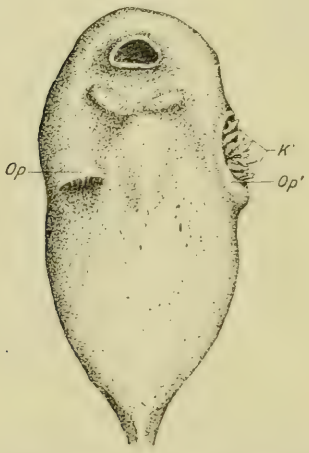
In den verlagerten Kiemen am lebendigen Tiere war eine schwache Circulation erkennbar. Die Blutgefäße lassen sich durch die mikroskopische Untersuchung wohl feststellen; doch ist die genauere Verfolgung derselben wegen ihrer Unregelmäßigkeit schwierig. So viel habe ich ermitteln können, daß sich die Kiemengefäße von dem Arcus Aortae des 1. Kiemenbogens abzweigen. Ihre Lage und Form zeigt, daß sie gleichzeitig mit den Kiemen nach vorn mitgewandert sind.

Versuchstier Nr. 219 (1911). Operiert links im Anfang des II. Stadiums, homoplastische Transplantation. Das fremde Ectoderm von einem sehr jungen Tier im I. Stadium genommen.

Es bildeten sich links etwas unregelmäßige Kiemenanlagen, die am 3. Tage Circulation besaßen. Sie liegen zu dieser Zeit noch offen, Fig. 58, während die Kiemen auf der rechten Seite vom Operculum fast bedeckt sind. Caudal und ventral von den Kiemenfäden erhebt sich auf der operierten Seite eine kleine Falte, die als eine verspätete Opercularfalte gedeutet werden muß. Erfahrungen aus vielen ähnlichen Fällen machen es wahrscheinlich, daß auch hier diese ringförmige Hauterhebung um die Kiemen herum einen später geschlossenen Peribranchialraum gebildet hätte.

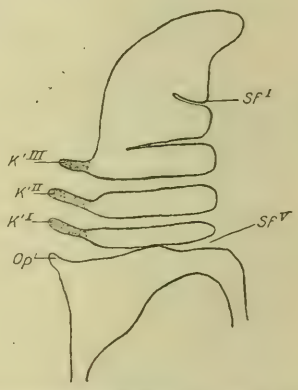
Links liegt ventral von den Kiemen ein fast normal großes Hörbläschen. Die Haftdrüse des Transplantates befindet sich caudal und dorsal von diesen. Hieraus geht hervor, daß das transplantierte Stück wirklich gedreht ist. Seine Lage nur durch diese Merkmale genau zu bestimmen, gelingt nicht.

Fig. 58.



Nr. 219 (11). *Bombinator*-Larve 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im I. Stadium, homoplastische Transplantation. *K'* gedrehte Kiemen des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte. Vergr. × 13.

Fig. 59.



Schematischer Horizontalschnitt durch die linke Kiemengegend derselben Larve wie Fig. 58. *K' I—III* 1.—3. Kiemenreihe des Spenders; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte; *Op'* Opercularfalte des Spenders.

Von den Schlundfalten erreichen die 3., 4. und 5. das Ectoderm. Die 3. und 4. Spalte brechen durch, die 5. nicht, weil die Falte nur mit ihrer Spitze das Ectoderm berührt. Distal ist die 2. Schlundfalte zurückgebildet. Sie ist wahrscheinlich von Anfang an mit dem Ectoderm nicht in Kontakt gewesen. Fig. 59 stellt ein Schema eines Horizontalschnittes durch die Kiemenregion dieses Tieres dar. Die Kiemen stehen deutlich in drei Reihen; sie sind die typischen Reihen der drei ersten Kiemenbogen des Spenders. Alle besitzen Blutgefäße.

In diesem Falle muß die Vereinigung zwischen Ecto- und Entoderm folgenderweise stattgefunden haben: 5—2′, 4—3′, 2—4′, (1)—5′, also nach einem anderen Modus als dem des Schemas der Fig. 35 C.

Das ganze Kiemengebiet (die Opercularfalte ausgenommen) ist bei diesem Tier auffallend regelmäßig und reich entwickelt. Es

handelt sich um Ectoderm, welches von einem viel jüngeren Tier (Spender) stammt als das Versuchstier selbst (Empfänger) zur Zeit der Operation war, und welches bis zur Transplantation keinerlei Beziehungen zum Entoderm gehabt haben kann. Wenn eine Einwirkung nachzuweisen wäre, so könnte diese nur vom Entoderm des Empfängers ausgehen. Dieses, als das entwickeltere, hätte hier eine günstige Gelegenheit gehabt, einen bestimmenden Einfluß auszuüben, falls es einen solchen besitzt.

Untersuchen wir aber die Verhältnisse näher, so ergibt sich das eine, daß im Ectoderm die Zahl und Wachstumstendenz der Kiemenfädenanlagen und Kiementaschen bereits vor der Operation spezifiziert waren, und daß sie durch das Entoderm nicht umgestimmt wurden.

Die im Empfänger zuhinterst liegende (3.) Kiemenreihe wird caudal von einer sehr tiefen Tasche begrenzt, die von dem gedrehten Ectoderm gebildet ist. Sie ist nach meiner Analyse die 2. ectodermale Tasche, die hier infolge der unregelmäßigen Opercularfaltenbildung etwas atypisch ist. Zur Bildung einer offenen Spalte ist es hier nicht gekommen. Die 3., hinterste Kiemenreihe (von der 4. ist keine Spur vorhanden) ist etwas kräftiger entwickelt als die entsprechende auf der normalen Seite. Wäre das Entoderm der entsprechenden Schlundfalten als Faktor für die Größenentwicklung der Kiemenfäden bestimmend, so müsste man erwarten, daß diese auf der operierten und nicht operierten Seite gleich stark wären. Da aber die betreffenden Kiemenfäden sich etwa so verhalten, wie die Fäden des 1. Kiemenbogens, welche in der Entwicklung schneller fortschreiten als die des 3. Bogens, so kann die Bestimmung über ihr Wachstum nur vom ectodermalen Teile der ursprünglichen 1. Kiemenreihe ausgehen, aus dem sie der Situation nach auch wirklich entstanden sind. Die im Empfänger zuvorderst liegende Kiemenreihe verhält sich der Größe nach umgekehrt wie die hinterste, indem sie viel kleiner ist, als auf der rechten normalen Seite. Eine Ursache dafür könnte, wenn man von sonstigen Beschädigungen bei der Operation absieht, darin gesucht werden, daß die 2. Schlundfalte nicht das Ectoderm erreicht und folglich bei der Bildung dieser Kiemenreihe keinen Anteil nehmen könnte. Gänzlich zurückweisen läßt sich diese Annahme nicht. Viel näher liegend, und im Einklang mit dem Befund an den vorhin besprochenen Kiemen ist es anzunehmen, daß die geringe Entwicklung der vordersten Kiemenreihe vielmehr darauf zurückzuführen ist, daß auch hier das Ectoderm

maßgebend ist, denn die ectodermale Anlage der typischen 3. Kiemenreihe, um welche es sich handelt, ist immer weniger weit entwickelt als die 1. und 2. Reihe und auch auf der normalen Seite des Empfängers noch verhältnismäßig klein. Am besten entfaltet ist die mittlere Kiemenreihe, wenn sie auch Unregelmäßigkeiten darbietet.

Am Aufbau der Kiemenfäden beteiligt sich das Entoderm des Empfängers (ausgenommen das der 5. und 2. Schlundfalte) mit einer dünnen Schicht von Zellen. Den Unterschied zwischen Ecto- und Entoderm sieht man proximal in den Kiemenfäden noch einigermaßen gut. In diesem Falle läßt sich darüber nichts aussagen, ob das Entoderm des Empfängers als Material bei der Kiemenfädenbildung entbehrt werden kann wie in früheren Fällen.

Versuchstier Nr. 100 (1911).

Operiert links im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 5 Tagen.

Am 2. Tage waren etwas unregelmäßige und weiter oral als sonst gelegene Kiemenanlagen sichtbar. Am 3. Tage entstand Circulation und eine Opercularfaltenanlage caudal und dorsal von den Kiemen. Am 4. Tage hatte die Opercularfalte die Kiemen ringförmig umschlossen und am 5. Tage war nur noch ein kleines Loch offen, durch welches einige Kiemenfäden hervortraten.

Vom Hörbläschen liegt dorsal nur der Ductus endolymphaticus als eine längliche Blase, der übrige Teil nebst den Nerven VII + VIII ist gedreht und befindet sich ventral von den Kiemen.

Die Schlundfalten sind alle gut ausgebildet und mit deutlichen Siebvorrichtungen versehen. Durch die ringförmige Opercularfalte ist ein großer Peribranchialraum gebildet worden. In diesem öffnet sich nur die distal etwas nach vorn gebogene 3. Kiemenspalte, die anderen brechen nicht durch. Die Kiemenfäden des gedrehten Transplantates sind gut entwickelt und stehen in 3 Reihen. Sie fangen an sich zu verzweigen. Auf der normalen Seite sind die ersten Kiemen ebenfalls in Umwandlung begriffen. Caudal von der durchbrechenden Falte befindet sich die zuhinterst liegende Kiemenreihe, die ihre Blutgefäße von dem 2. Kiemenbogengefäß des Empfängers bezieht. Die mittlere Reihe sitzt auf dem 1. Kiemenbogen des Empfängers. Sie ist die 2. Reihe des Spenders. Oral von dieser liegt noch in einer Ausbuchtung des Peribranchialraumes eine Gruppe von etwas zurückgebildeten, blutgefäßlosen Kiemenfäden. Es sind also in diesem Fall alle drei ectodermalen Kiemenreihen entwickelt. Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm hat in folgender Weise stattgefunden: 4—2′, 3—3′, (2)—4′, (1)—5′. Es entspricht also dem Schema in Fig. 35.

In diesem Falle hat eine Vereinigung 4—2′ anfangs wahrscheinlich nicht stattgefunden und sicher keine zwischen 2—4′. Später ist mit der Opercularfalte die ectodermale 2. Tasche weit nach vorn geschoben worden. Da histologisch die Grenzen zwischen Ecto- und Entoderm in diesem Stadium nicht mehr auseinanderzuhalten sind, kann mit dem Mikroskop nicht direkt nachgewiesen werden, welchen Anteil das Entoderm am Aufbau der Kiemenfäden hat. Doch kommt

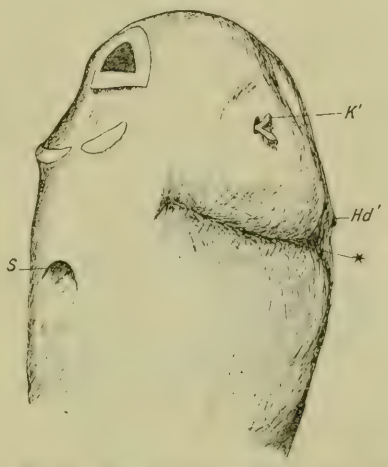
die 1. und 2. Kiemenreihe des Spenders in diesem Falle nur auf der einen Seite in Berührung mit dem Entoderm des Empfängers; die 3. Kiemenreihe wird überhaupt nicht von ihm erreicht. Da aber die Anlage für die 2. und 3. Kiemenreihe zur Zeit der Operation (II. Stadium) keine Beziehungen zum Entoderm des Spenders besitzen konnten, denn die angrenzenden Entodermtaschen (3, 4 und 5) waren noch nicht entwickelt, so ist in diesem Falle die 2. Kiemenfädenreihe sehr wahrscheinlich und die 3. Reihe sicher ohne Mitwirkung des Entoderms entstanden.

Versuchstier Nr. 200 (1912).

Operiert links im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 5 Tagen.

Am 2. Tage entwickelten sich Kiemenanlagen, die am 3. Tage schon Circulation besaßen. Gleichzeitig entstand auch caudal von diesen eine Hauterhebung, die sich bald in eine Ringfalte um die Kiemen herum umbildete. Am 4. Tage waren nur noch die distalen Enden der Kiemen äußerlich zu sehen. Fig. 60 zeigt das Versuchstier am 5. Tage. Das kleine Loch, welches zum Peribranchialraum führt, hätte sich nach meinen Erfahrungen bei ähnlichen Fällen zu urteilen in ein paar Tagen vollkommen geschlossen.

Fig. 60.



Nr. 200 (12). *Bombinator*-Larve 5 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. *Hd'* gedrehte Haftdrüse; *K'* gedrehte Kieme des Spenders, die durch ein Loch aus dem linken gedrehten Peribranchialraum hervortritt; *S* Spiraculum; * caudale Grenze des gedrehten Ectoderms. Vergr. × 17.

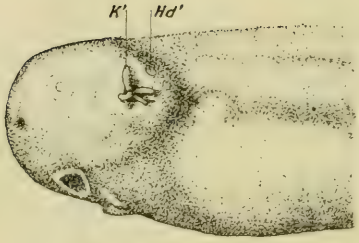
Mit dem Ectoderm sind fast das ganze Hörbläschen und die Nerven VII + VIII wie auch ein Teil der Nerven IX + X mitgedreht. Dorsal sind noch der Ductus endolymphaticus und ein losgesprengtes kleines Bläschen von der unberührten Labyrinthanlage entwickelt. Von den Schlundfalten berühren nur die 2. und 3. das Ectoderm, die übrigen enden blind. Die 3. Schlundfalte bricht durch und öffnet sich in den von der Ringfalte um die Kiemen herum gebildeten Peribranchialraum. Die Kiemen des Spenders gruppieren sich in zwei deutlichen Reihen. Oral von diesen sieht man noch Andeutungen einer, wahrscheinlich schon zurückgebildeten 3. Reihe. Die caudale Reihe, die besonders lange Kiemenfäden mit deutlichen Blutgefäßen hat, sitzt auf dem 1. Kiemenbogen des Empfängers. Zwischen dieser und der oralen Reihe liegt eine tiefe und typische äußere Kiementasche, die mit der 2. Schlundfalte in Berührung steht. Der distale Teil dieser Falte ist schon stark atrophiert, so daß nur ein schmaler, dorsaler und ventraler Strang bis zum Ectoderm hinreicht. Auf der normalen Seite ist das entsprechende distale Ende vollkommen verschwunden. Oral wird die 2. Kiemenreihe, die ohne Blutgefäße und etwas in Zurückbildung begriffen ist, von einer blind endigenden ectodermalen Tasche begrenzt. Oral von dieser sind

noch kleine Andeutungen einer 3. Reihe zu sehen. Da die Opercularfalte caudal von den Kiemen entstanden ist, dürfen wir annehmen, daß es sich hier um die drei ectodermalen Kiemenreihen des Spenders handelt. Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm hat in folgender Weise stattgefunden: 3—2′, 2—3′, (1)—4′, also abweichend vom Schema in Fig. 35C.

In diesem Fall entsteht bei der Kombination 3—2′ eine offene Spalte. Es ist dies ein Parallelfall und eine Ergänzung zu früher mitgeteilten Befunden.

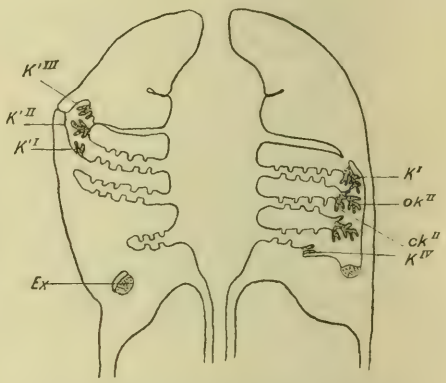
Interessant ist noch, daß die Atrophie der 2. Schlundfalte des

Fig. 61.



Nr. 200 (11). *Bombinator*-Larve 2 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im III. Stadium. Später wurden bei derselben Larve die Kiemen vollständig eingeschlossen und die Öffnung des Peribranchialraumes wuchs zu. *Hd′* gedrehte Haftdrüse; *K′* gedrehte Kiemen des Spenders. Vergr. ≍ 13.

Fig. 62.



Schematischer Horizontalschnitt durch die Kiemenregion derselben Larve wie in der vorigen Figur, 4 Tage nach der Operation. Links ist der gedrehte Peribranchialraum geschlossen. Rechts sind die beiden Kiemenreihen auf den 3 ersten Kiemenbogen entwickelt; die Fäden der oralen Reihe sind schon etwas verzweigt. *Ex* Extremität; *okII*, *ckII* orale und caudale Kiemenreihe auf dem 2. Kiemenbogen; *K′I—III* 1.—3. gedrehte Kiemenreihe des Spenders.

Empfängers aufgehalten ist. Es handelt sich hier offenbar um eine Einwirkung der 3. ectodermalen Kiementasche des Spenders, die mit der betreffenden Schlundfalte sich verbindet.

Versuchstier Nr. 200 (1911).

Operiert links im III. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 4 Tagen.

Die schon nach einem Tag entstandenen Kiemenanlagen lagen etwas weiter oral als sonst und hatten nach 2 Tagen Circulation. Eine ringförmige Opercularfalte war vorhanden (Fig. 61). Nach 3 Tagen war diese weiter entwickelt, so daß ein fast geschlossener Peribranchialraum gebildet war. Am 4. Tage wurde die äußere Öffnung dieses Raumes vollkommen geschlossen.

Das Hörbläschen ist in zwei etwa gleichgroße Teile gespalten. Nur die 3. Schlundspalte ist offen. Die 2. Schlundfalte steht mit dem Ectoderm in Verbindung. Das distale Ende dieser Falte ist noch nicht vollkommen atrophiert

wie auf der normalen Seite. Das Ectoderm ist an der Berührungsstelle als eine typische äußere Kiementasche nach innen eingebuchtet. Ein offener Durchgang besteht hier nicht. Die Kiemenfäden des Transplantates sind etwas klein und fangen an sich zu verzweigen. Denselben Vorgang kann man auch bei den normalen Kiemen beobachten.

Die Kiemenfäden des Transplantates stehen in drei Gruppen, wenn auch diese nicht ganz typisch sind, Fig. 62. Der Umstand, daß die hinterste Reihe caudal von der 3. Schlundspalte und die vorderste oral von der Berührungsstelle der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm liegen, berechtigt zur Annahme, daß die Vereinigung zwischen Ecto- und Entoderm in folgender Weise stattfand: (4)—2′, 3—3′, 2—4′, (1)—5′; also analog der Fig. 35C.

Dieser Fall besitzt Parallelen zu früher beschriebenen Befunden. Es haben sich auf dem Hyoidbogen Kiemenfäden gebildet zum Unterschied vom typischen Entwicklungsgang, in welchem sie fehlen. Weiter besteht noch die Verbindung der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm. Die Atrophie ist hier aufgehalten. Es sind dies Anzeichen für die Aktivität des Ectoderms bei den betreffenden Entwicklungsprozessen.

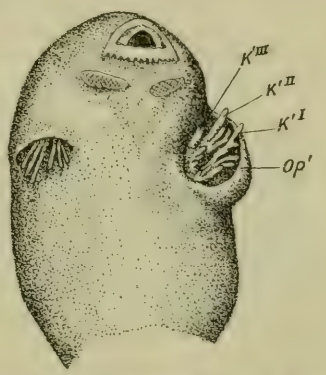
Versuchstier Nr. 179 (1911).

Operiert links im I. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 3 Tagen.

Das Operationsprotokoll gibt an, daß das umgedrehte Ectodermstück verhältnismäßig groß war.

Die Wunde heilte glatt, einen Tag nach der Operation sah das Tier fast normal aus. Am 2. Tage entstanden deutlich gedrehte Kiemenanlagen. Das Aussehen des Versuchstieres bei der Fixierung stellt Fig. 63 dar. Auf der normalen Seite sind die Kiemen von der Opercularfalte beinahe vollständig bedeckt. Links sind eine nach vorn gedrehte sehr typische Opercularfalte und oral von dieser drei Reihen etwas unregelmäßige, stark nach vorn gerichtete Kiemenfäden vorhanden. Die zwei hinteren Reihen besaßen bei der Fixierung eine deutliche Circulation. Die vorderste Reihe ist sehr klein. Im Vergleich mit der normalen Seite liegen diese Kiemen etwas zu weit dorsal. Wenn ich nach Erfahrungen aus zahlreichen ähnlichen Fällen urteilen darf, so wäre auch in diesem die Opercularfalte weiter gewachsen und hätte in ein paar Tagen einen geschlossenen Peribranchialraum um die Kiemen herum gebildet.

Fig. 63.

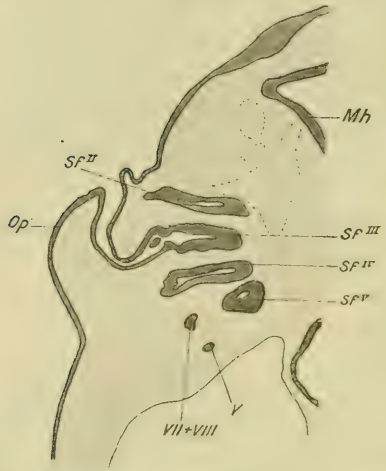


Nr. 179 (11). *Bombinator*-Larve 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im I. Stadium. *K′ I—III* 1.—3. Kiemenreihe des Spenders; *Op′* gedrehte Opercularfalte. Vergr. × 15.

Vom Hörbläschen ist nur der Ductus endolymphaticus zurückgeblieben. Mitgedreht sind das übrige Labyrinth, die Nerven VII + VIII und der distale Teil vom Nervus V. Diese liegen ventral und etwas caudal von den Schlundfalten. Sie sind durch Wachstumsveränderungen von ihrer ursprünglichen Lage zum Ectoderm verschoben, eine Erscheinung, die oft in älteren Stadien bei meinen Drehungsversuchen vorkommt. Ein Stück von der Haftdrüse liegt dorsal

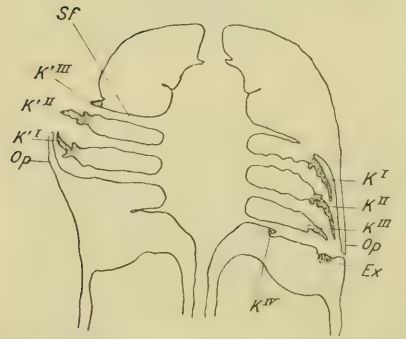
von den Kiemen. Für die Beurteilung der Lage und Entwicklung des gedrehten Ectodermstückes bieten die typische Opercularfalte und die drei Kiemenreihen einen sicheren Anhaltspunkt. Ausgenommen die 1. Schlundfalte, die wahrscheinlich bei der Operation etwas beschädigt wurde, sind die übrigen gut entwickelt. Die 5. endigt blind, die anderen berühren das Ectoderm und die betreffenden Spalten brechen durch. Oral von der Opercularfalte liegt die 4. Schlundfalte, die ventral durchbricht (Fig. 64, 65). Die zuhinterst liegende Kiemenreihe sitzt auf dem 2. Kiemenbogen des Empfängers, liegt also zwischen seiner 4. und 3. Schlundfalte, die mittlere sitzt auf dem 1. Kiemenbogen und wird oral durch die charakteristischerweise durchbrechende 2. Schlundspalte des Empfängers begrenzt. Diese ist sehr deutlich, wenn auch nicht groß. Sie dringt durch den ventralen Teil der Falte durch. Diese ist hier nicht zurückgebildet, auf der normalen Seite dagegen distal schon ganz atrophiert. Oral von dieser Spalte sieht man noch kleine Anlagen einer zuvorderst liegenden 3. Kiemenreihe. Nach diesen Befunden haben also in diesem Falle zwischen Ecto- und Entoderm folgende Verbindungen stattgefunden: 4—2′, 3—3′, 2—4′, (1)—5′; also entsprechend dem Schema in Fig. 35 C.

Fig. 64.



Nr. 179 (11). Horizontalschnitt durch die linke Hälfte der Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 63. Die 2. und 4. Schlundspalte öffnen sich an der Körperoberfläche etwas mehr ventral als der abgebildete Schnitt geht. *Mh* Mundhöhlenwand; *Op′* gedrehte Opercularfalte des Spenders; *Sf II*—*V* 2.—5. Schlundfalte; *V*, *VII* + *VIII* gedrehte Teile der gleichbezeichneten Nerven. Vergr. × 34.

Fig. 65.



Schematischer Horizontalschnitt durch die Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 63, *K′ I*—*III* 1. bis 3. Kiemenreihe des Spenders; *Op′* gedrehte Opercularfalte.

Man kann sich hier wie auch in anderen Fällen fragen, ob nicht möglicherweise die so schön entwickelten Kiemenspalten dadurch zustande gekommen sind, daß das betreffende Ectoderm durch Regeneration, also vom Empfänger allein, neugebildet ist, indem bei der Operation diese Stellen nicht vom transplantierten Ectoderm bedeckt wurden. Es ist deshalb wichtig, sich hier zu überzeugen, daß ein solcher Irrtum ausgeschlossen ist. Für die 4. Spalte kann es

nicht zutreffen, dafür bürgt die Lage zu der gedrehten Opercularfalte. Daß die 2. Schlundspalte hier wirklich durchgebrochen ist, würde auch nicht durch eine solche Annahme erklärt. Die Lage der 3. Kiemenreihe des Spenders kann ebenfalls nicht damit in Übereinstimmung gebracht werden. Es ist also sicher, daß sowohl an der Kiemenbildung wie an der Spaltenbildung das gedrehte Ectoderm des Spenders beteiligt ist. Das Interessante in diesem Falle liegt darin, daß es zum Durchbruch sowohl bei der Verbindung 2—4′ wie auch 4—2′ kommt.

Schon früher haben wir einige Fälle gehabt (Versuchstier Nr. 135 (1911), 198 (1911), 200 (1912), 187 (1911), in welchen bei der Verbindung 4—2′ (3—2′) eine Spalte entstand. Dieser Fall ist der einzige, in welchem auch bei der Kombination 2—4′ ein Durchbruch erfolgt.

Aus unserem Schema Fig. 35C ergibt sich, daß eigentlich in beiden Fällen keine offene Spalte entstehen sollte, denn normalerweise brechen bei *Bombinator* weder 2 noch 2′ durch. Daß es in diesem Falle geschieht, kann nur durch die Beeinflussung einer der beiden Komponenten durch die andere, in unseren Fällen von 2 durch 4′ und von 2′ durch 4 und 3 erklärt werden. Bei der Kombination 4—2′ ist die Schlundfalte, also das Entoderm, bei der Kombination 2—4′ wieder die äußere Tasche, also das Ectoderm, der beeinflussende Faktor. In welcher Weise die 4. entodermale Schlundfalte die 2. ectodermale Tasche oder die 4. ectodermale Tasche die 2. entodermale Schlundfalte zum Durchbruch bringt, ist bei späterer Gelegenheit zu erörtern.

Von meinen Drehungsversuchen mit *Bombinator* seien im Anschluß an diesen Fall noch einige Fälle erwähnt, bei welchen die Operation insofern mißlungen war, als teilweise ursprüngliches, kiemenbildendes Ectoderm unberührt blieb und typische Kiemen bildete. Diese Fälle sind deshalb bemerkenswert, weil sie deutlich zeigen, daß man später eine mißlungene Operation wirklich erkennen kann. Weil diese Fälle sich nur wenig voneinander unterscheiden, können sie hier zusammen behandelt werden.

Versuchstier Nr. 162 (1911), 181 (1911) und 217 (1911).

Operiert im I. Stadium, fixiert nach 2 und 3 Tagen, Autoplastik.

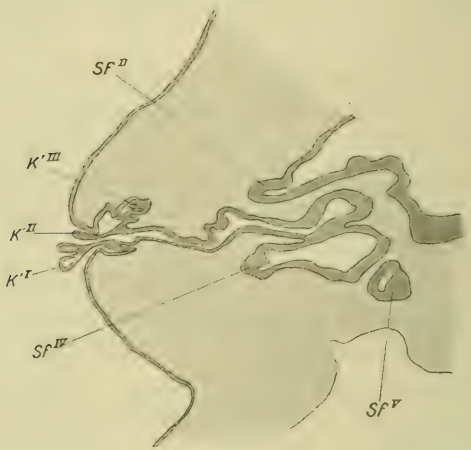
Das Operationsprotokoll gibt schon an, daß die ventrale Grenze des ausgeschnittenen Stücks weiter dorsal liegt als gewöhnlich. Es entstanden in allen drei Fällen Kiemenanlagen an der normalen Stelle. Sie traten aber etwas verspätet und mehr ventral als die ersten Anlagen der rechten Seite hervor. Ihre weitere Entwicklung vollzog sich normal. Die mikroskopische Untersuchung ergibt,

daß in allen drei Fällen wenigstens ein Teil des Hörbläschens mitgedreht ist, aber dieser liegt dorsal von den Kiemen, nicht wie sonst bei den Drehungsversuchen, ventral von diesen. Die Schlundfalten sind in ihrem dorsalen Teil etwas zurückgedrängt, aber ventral, ganz normal und verschmelzen dort mit dem Ectoderm in gewöhnlicher Weise. Von den Kiemenfäden fehlen gleichfalls die mehr dorsal liegenden, die ventralen dagegen sind vorhanden. Kiemen aus dem Transplantat sind in diesen Fällen nicht entwickelt.

Es kann kein Zweifel darüber sein, daß in diesen Fällen der ventrale Teil des kiemenbildenden Ectoderms nicht mitgedreht war.

Die vorhandenen Kiemen haben sich ganz so entwickelt, wie im typischen Geschehen. Es stimmt dies damit überein, daß ihr ursprüngliches ectodermales Anlagematerial unberührt war.

Fig. 66.



Nr. 101 (11). Horizontalschnitt durch die linke Kiemenregion einer *Bombinator*-Larve 4 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium, *K' I—III* 1.—3. Kiemenreihe des Spenders; *Sf II—V* 2.—5. Schlundfalte. Vergr. × 40.

Ich schließe hier noch sechs Fälle von charakteristischen Drehungen an, welche zwar keine neuen Resultate, wohl aber deutliche Parallelen zu den früher beschriebenen Befunden ergeben haben.

Versuchstier Nr. 101 (1911).

Operiert links im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 4 Tagen.

Es entstanden am 2. Tage gedrehte Kiemen, die allmählich von einer Ringfalte umschlossen wurden. Bei der Fixierung war noch ein kleines Loch als Durchgang nach außen offen.

Etwa $^2/_3$ des Hörbläschens nebst Teilen der Nerven VII + VIII und IX + X sind mitgedreht. Nur die 3. Schlundspalte bricht durch, die übrigen Falten endigen, obgleich sonst gut entwickelt, blind. Caudal von der durchbrechenden Spalte (Fig. 66) liegt eine Reihe langer Kiemenfäden und ebenfalls oral von derselben. Etwas unsicher bleibt, ob noch einige weiter oral im Peribranchial-

raum liegende kleine Hauterhebungen als eine dritte Kiemenreihe gedeutet werden können. Jedenfalls spricht alles dafür, daß auch in diesem Falle die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm: (4)—2′, 3—3′, (2)—4′ stattgefunden hat, also analog der Fig. 35C.

Versuchstier Nr. 197 (1911).

Operiert links im III. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 4 Tagen.

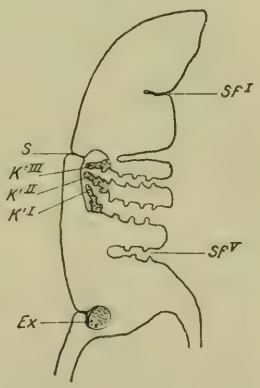
Es entwickelten sich nach einem Tag Kiemenanlagen mehr oral und dorsal als normal. Nach 2 Tagen hatten sie Circulation. Gleichzeitig entstand eine Ringfalte, die allmählich einen Peribranchialraum um die Kiemen herum bildete. Die äußere Öffnung dieses Raumes wurde immer kleiner und war am 4. Tage vollkommen geschlossen.

Vom Hörbläschen liegt die eine Hälfte typisch dorsal, die andere gedreht ventral. Die Untersuchung der Schlundfalten und Kiemen ist insofern schwer, als diese schon sehr differenziert sind. Deutliche Siebfortsätze sind vorhanden. Die normalen ersten Kiemenfäden sind schon etwas verzweigt und nähern sich der späteren Form der inneren Kiemen.

In den gedrehten Peribranchialraum (Fig. 67) öffnen sich die 3. und 4. Kiemenspalte, die 2. und 5. Schlundfalte enden dagegen blind. Die Kiemen des Spenders lassen sich in 3 Gruppen einteilen. Sie sind sehr zahlreich vorhanden und fast alle Fäden haben Blutgefäße. Sie fangen auch, wie die Kiemen auf der normalen Seite, an sich zu verzweigen. Dadurch haben sie schon eine gewisse Ähnlichkeit mit den büschelförmigen sog. inneren Kiemen. Durch die Unregelmäßigkeit und Kompliziertheit der verlagerten Kiemen ist es fast unmöglich, sicher zu entscheiden, ob hier vielleicht auch Anlagen der normalen caudalen Parallelreihe entwickelt sind oder nicht.

Die hinterste Reihe liegt caudal von der 4. Schlundfalte, die mittlere zwischen der 4. und 3. und die vorderste oral von der 3. Spalte. Diese liegen somit auf den drei ersten Kiemenbogen des Empfängers. Ihre Lage ist eine mehr dorsale als auf der normalen Seite. Die Entstehung dieser 3 Kiemenreihen erklärt sich durch folgende Verbindung des Ecto- und Entoderms: (5)—2′, 4—3′, 3—4′, (2)—5′, also in anderer Weise als im Schema Fig. 35C.

Fig. 67.



Nr. 197 (11). Schematischer Horizontalschnitt durch die linke Kiemenregion einer *Bombinator*-Larve 4 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im III. Stadium. *Ex* Extremität; *K′ I—III* 1.—3. Kiemenreihe des Spenders; *S* Spiraculum, zugewachsen; *Sf I—V* 1.—5. Schlundfalte.

Die außergewöhnlich gute Entwicklung der verpflanzten Kiemen steht in diesem Falle wohl im Zusammenhang damit, daß die Operation erst im III. Stadium vorgenommen wurde. Dadurch waren die ectodermalen Kiemenanlagen schon vor der Drehung etwas differenziert und haben die Operation gut ertragen können. Auch die Verbindung zwischen den ectodermalen Kiemenanlagen des Spenders und den Kiemengefäßen des Empfängers ist hier günstig ausgefallen.

Versuchstier Nr. 182 (1911).

Operiert links im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 3 Tagen.

Anfangs entwickelten sich einige unregelmäßig angehäufte Kiemenanlagen. Diese wurden dann von einer von oben und hinten her wachsenden Opercularfalte bedeckt und in einen ganz engen Peribranchialraum, welcher am 3. Tage nur eine kleine äußere Öffnung besaß, eingeschlossen.

Mitgedreht sind das Hörbläschen (ohne Ductus endolymphaticus) und die Nerven VII und VIII. Obgleich die Schlundfalten sonst sehr regelmäßig entwickelt sind, kommen nur die 2. und 3. in Berührung mit dem Ectoderm. Die 3. Schlundspalte bricht durch (analog Fig. 62). Die 2. Schlundfalte ist distal nur ein dünner, solider Strang ohne Lumen; rechts ist der entsprechende Teil schon vollständig atrophiert. In dem engen Peribranchialraum sind die Kiemen des Spenders sehr stark zusammengepreßt und wenig entfaltet. Man kann auch hier drei Reihen unterscheiden. Die hinterste liegt caudal von der durchbrechenden Spalte, die mittlere zwischen dieser und der Berührungsstelle der 2. Schlundfalte mit dem Ectoderm, welches hier eine typische Kiementasche bildet. Die vorderste Reihe, die allerdings sehr wenig entwickelt ist, liegt oral von dieser Tasche. Wir haben folgende Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm: (4)—2′, 3—3′(2)—4′, (1)—5′, also entsprechend dem Schema in Fig. 35C.

Versuchstier Nr. 149 (1911).

Operiert links im II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 3 Tagen.

Am 2. Tage waren zwei etwas unregelmäßige Kiemenreihen sichtbar. Diese wurden bald von einer Ringfalte bedeckt und in einen engen Peribranchialraum eingeschlossen, welcher bei der Fixierung nur durch einen schmalen Kanal nach außen kommunizierte.

Vom Hörbläschen liegt dorsal nur der Ductus endolymphaticus, ventral liegt der ganze gedrehte übrige Teil nebst den Nerven VII + VIII und dem distalen Teil der Nerven IX + X. Von den Schlundfalten kommt nur die 3. in Berührung mit dem Ectoderm; die betreffende Spalte bricht durch, die übrigen endigen blind. Die Kiemenfäden im Peribranchialraum haben zwar Blutgefäße, sind aber sonst wenig entwickelt. Die meisten Fäden liegen dorsal von der Berührungsstelle der Schlundfalte mit dem Ectoderm. Man sieht im Mikroskop sehr deutlich, daß diese rein ectodermal sind. An manchen Stellen sind noch die beiden Zellschichten zu sehen, an anderen wird das Endothel des Blutgefäßes nur von der Deckschicht bedeckt, die Sinnesschicht scheint verdrängt zu sein.

Die Kiemen des Spenders liegen in zwei Reihen, die eine oral und die andere caudal von der durchbrechenden Spalte. Von einer 3. Reihe sind keine Spuren zu sehen. Nach dem Aussehen der Kiemen und nach der Lage der Opercularfalte (dicht caudal von diesen) zu urteilen, handelt es sich hier um die zwei ersten ectodermalen Reihen des Spenders. Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm hat sich folgendermaßen vollzogen: (4)—2′, 3—3′(2)—4′, also entsprechend dem Schema in Fig. 35C.

Versuchstier Nr. 185 (1911).

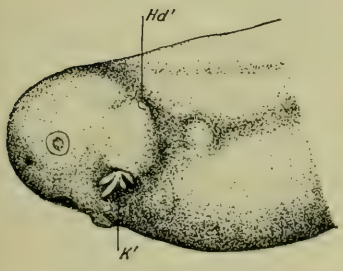
Operiert links beim Übergang vom I. in das II. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 2 Tagen.

Das transplantierte Stück wurde nicht ganz genau um 180° gedreht. Am 2. Tage waren links, wie Fig. 68 zeigt, nach vorn gerichtete, zu einer Gruppe gehörende, lange Kiemenfäden gebildet. Rechts war eine Opercularfalte deut-

lich angelegt. Dorsal ist nur $^1/_3$ des Hörbläschens, ventral $^2/_3$ nebst den Nerven VII + VIII (Fig. 69) vorhanden.

Alle fünf Schlundfalten sind auf der operierten Seite entwickelt, aber nur die 2. und 3. berühren das Ectoderm. Die 3. Spalte bricht fast durch, nur eine dünne Verschlußmembran ist übrig. Die Kiemenfäden des Transplantates sitzen alle auf dem 1. Kiemenbogen des Empfängers und werden sowohl oral wie caudal durch typische ectodermale Kiementaschen begrenzt. Mit absoluter Sicherheit läßt sich in diesem Falle nicht entscheiden, um welche ursprüngliche Reihe des Spenders es sich handelt, weil eine Opercularfalte kaum angedeutet ist und die zwei anderen Reihen unterdrückt sind. Wahrscheinlich liegt aber die 1. Reihe

Fig. 68.



Nr. 185 (11). *Bombinator*-Larve in lateraler Ansicht 2 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im I. Stadium. *Hd'* Haftdrüse; *K'* gedrehte Kiemen des Spenders. Vergrößerung $\times$ 13.

Fig. 69.

Nr. 185 (11). Horizontalschnitt durch die Kiemengegend derselben Larve wie in der vorigen Figur. *Hb* Hörbläschen, gedreht; *K'* gedrehte Kieme des Spenders; *KII* 2. Kiemenreihe; *SfII* 2. Schlundfalte; *VII + VIII* Nervus VII + VIII, gedreht. Vergr. $\times$ 31.

vor. Dafür spricht u. a. ihre Form und Größe. Dann wäre die Verbindung zwischen dem Ecto- und Entoderm in folgender Weise erfolgt: 3—2′, 2—3′ also abweichend vom Schema in Fig. 35 C.

Die gedrehten Kiemenfäden, welche Blutgefäße besitzen, können in diesem Falle nicht als rein ectodermal bezeichnet werden. Von den Schlundfalten des Empfängers sind einige Entodermzellen in sie hineingedrungen.

Einen ganz eigenartigen Fall stellt Versuchstier Nr. 204 (1911) dar.

Operiert links im II. Stadium, fixiert nach 3 Tagen, Autoplastik.

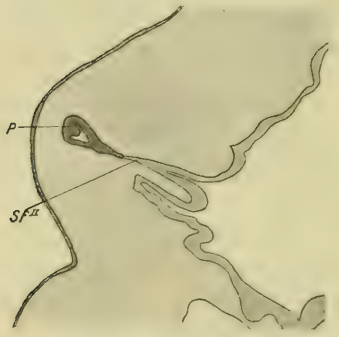
Es bildeten sich am 2. Tage, sehr weit dorsal und etwas oral, einige Kiemenanlagen. Diese wurden durch eine Ringfalte umwachsen und in einen Peribranchialraum eingeschlossen. Von diesem führte am 3. Tage nur ein ganz enger Kanal nach außen.

Etwa $^2/_3$ des Hörbläschens nebst einem Teil der Nerven VII + VIII und IX + X sind mitgedreht. Die Schlundfalten sind alle einigermaßen gut entwickelt, aber nur die 2. erreicht das Ectoderm (Fig. 70). Ihr dorsaler Teil geht als ein solider dünner Strang bis zu dem in Form einer ectodermalen Tasche, nach innen eingebuchteten Boden des Peribranchialraumes. Eine offene Spalte existiert hier nicht. Wie Fig. 70 zeigt, berührt das Entoderm nur mit einer

Spitze das Ectoderm. Die Kiemenfäden im Peribranchialraum sind verhältnismäßig klein und unregelmäßig und sind schwer in Reihen einzuordnen. Blutgefäße beziehen sie vom 1. Kiemenbogengefäß des Empfängers.

Dieser Fall ist insofern bemerkenswert, als nur an der Berührungsstelle des Ectoderms mit dem Entoderm Kiemen entstanden sind. Diese sind histologisch aller Wahrscheinlichkeit nach rein ectodermale Bildungen. Die gleichzeitige Entstehung und Lage des Peribranchialraumes beweist, daß es sich hier um die ectodermalen Kiemenanlagen des Spenders handelt, die durch die Drehung an die jetzige Stelle gekommen sind.

Fig. 70.



Nr. 201 (11). Horizontalschnitt durch die linke Kiemenregion einer *Bombinator*-Larve 3 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. *P* Peribranchialraum des Spenders, der mehr ventral nach außen kommuniziert; ectodermal. *Sf II* 2. Schlundfalte. Vergr. × 36.

Sie sind sonst dürftig entwickelt. Daß eine Berührung des Entoderms die Entwicklung dieser Anlagen hat beeinflussen können, wäre deshalb zu vermuten, weil alle anderen Fäden fehlen. Doch können letztere auch aus Gründen allgemeiner Atrophie in Fortfall gekommen sein. Bemerkenswert ist auch in diesem Fall eine verzögerte Atrophie der 2. Schlundfalte; rechts ist der distale Teil der entsprechenden Falte schon vollkommen verschwunden.

f) Versuche an Rana esculenta.

Meine Drehungsversuche bei *Rana esculenta* haben nicht ganz denselben Erfolg wie bei *Rana fusca* und *Bombinator* gehabt. Das mag einmal von der Beschaffenheit des Versuchstieres selbst direkt abhängen, einigermaßen aber auch von der technischen Ausführung der Operationen. Spemann hat (1912a, S. 42) darauf aufmerksam gemacht, daß eine glatte Ablösung des Ectoderms bei *Rana esculenta* im Gegensatz zu anderen Anuren sehr schwer gelingt. Die Deckschicht trennt sich äußerst leicht von der tieferen Sinnesschicht ab. Man kann in dem guten Glauben bleiben, daß das ganze Ectoderm glatt abgetrennt ist, während in der Tat die Sinnesschicht unberührt bleibt. Diese unverletzt als ein größeres zusammenhängendes Stück zu entfernen, gelingt sehr schwer.

Ich wurde eben zu Beginn meiner Experimente mit *Rana esculenta* (Frühjahr 1912) mit der erwähnten Arbeit von Spemann be-

kannt. In sehr vielen Fällen glaube ich das ganze Ectoderm unverletzt abgelöst zu haben. Daß es mir wirklich in bestimmten Fällen sehr gut gelungen ist, beweisen u. a. auch einige Kontrolltiere, die gleich nach der Operation histologisch untersucht wurden. Bei starker Vergrößerung und guter Beleuchtung kann man direkt kontrollieren, ob Zellen der Sinnesschicht zurückgeblieben sind. Ist dies der Fall, so sind sie nachträglich zu entfernen. Gleichzeitig aber weiß man, daß das abgelöste Stück verletzt ist. Die große Schwierigkeit, das Ectoderm unverletzt ablösen zu können, ist, glaube ich, teilweise eine Ursache davon, daß bei *Rana esculenta* bei Drehungsversuchen Kiemen selten entwickelt werden, oder daß, wenn auch zuerst kleine Anlagen zum Vorschein kommen, diese doch bald zugrunde gehen. Auch die Schlundfalten sind nach meiner Erfahrung viel weniger entwicklungskräftig als z. B. bei *Bombinator*.

Ich habe sowohl auto- wie auch homoplastische Transplantationen gemacht, teilweise habe ich auch versucht, nur die Deckschicht zu drehen oder neu zu ersetzen. Zuerst werden hier diejenigen Fälle besprochen, in welchen das ganze Ectoderm umgedreht wurde.

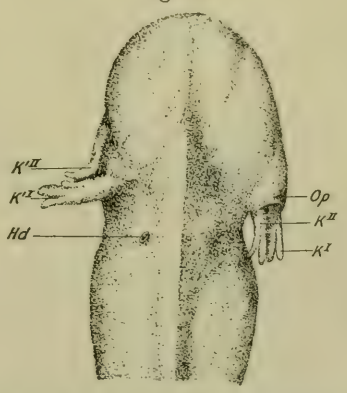
α) Das ganze Ectoderm gedreht.

Versuchstier Nr. 62 (1912).

Operiert links im Anfang des II. Stadiums, Fig. 34, Autoplastik, fixiert nach 4 Tagen.

Die Entwicklung vollzog sich schneller als gewöhnlich bei *Rana esculenta*. Nach 2 Tagen entstanden Kiemenanlagen, die am 4. Tage Circulation besaßen. Fig. 71 zeigt das Tier bei der Fixierung. Rechts sind die zwei ersten äußeren Kiemenreihen deutlich entwickelt und sogar teilweise von einer Opercularfalte bedeckt. Eine 3. Kiemenreihe ist nur angedeutet und von den übrigen bedeckt. Auf der operierten Seite stehen zwei stark nach vorn gedrehte Kiemenreihen, sonst etwa wie die rechtsseitigen gebaut. Nach dem Aussehen zu urteilen, kann es sich nur um die 1. und 2. äußere Kiemenreihe des Spenders handeln. Die letztere ist kleiner als normal, was offenbar mit einer Beschädigung bei der Operation im Zusammenhang steht. Eine 3. Reihe ist gar nicht zu erwarten, weil eine solche (als äußere Kiemenreihe, denn um solche handelt es sich hier) auch nicht auf der nicht operierten Seite besteht. Eine Opercularfalte ist noch nicht vorhanden.

Fig. 71.



Nr. 62 (12). Larve von *Rana esculenta* 4 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im II. Stadium. *Hd'* gedrehte Haftdrüse; *KI—II* 1.—2. Kiemenreihe; *K'I—II* 1.—2. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Op* Opercularfalte. Vergr. ×20.

Mit dem Ectoderm ist ein kleines Stück des Hörbläschens mitgedreht und liegt ventral von den Kiemen. Dorsal von diesen befindet sich ein Teil der gedrehten Haftdrüse. Die 2., 3. und 4. Schlundfalte berühren das Ectoderm, die 5. endigt blind. Beiderseits ist nur die 3. Schlundspalte offen, die übrigen sind noch geschlossen. Die gedrehten Kiemen sind so angeordnet, daß die hintere auf dem 2. und die vordere auf dem 1. Kiemenbogen des Empfängers sitzt (Fig. 72). Drei ectodermale Kiementaschen sind deutlich zu sehen, und zwar treffen sie mit den drei bis zum Ectoderm reichenden Schlundfalten zusammen. Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm ist in folgender Weise erfolgt: 4—2′, 3—3′, 2—4′, also entsprechend dem Schema in Fig. 35C.

Am Aufbau der gedrehten Kiemen kann in diesem Falle das Entoderm des Empfängers nur wenig direkten Anteil genommen haben.

Fig. 72.

Nr. 62 (12). Horizontalschnitt durch die Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 71. *K′ I—II* 1.—2. gedrehte Kiemenreihe des Spenders; *Sf I—IV* 1.—5. Schlundfalte. Vergr. × 47.

Die 4. Schlundfalte berührt bloß mit ihrer Spitze das Ectoderm, und dasselbe ist auch mit der 2. der Fall. Entodermale Zellen werden hier nicht unter das Ectoderm verschoben. Daher kommt für eine fragliche Einwirkung des Entoderms nur die 3. Schlundfalte in Betracht. Diese sendet nur ganz proximal einige wenige Zellen in die Kiemenfäden, deren Oberfläche sonst histologisch rein ectodermal gebaut ist. Im Inneren sind sie mit lockerem Mesenchym und mit Blutgefäßen gefüllt. Das Kiemenepithel ist noch wenig differenziert, und man sieht deutlich die beiden Ectodermschichten. Nur wo das Blutgefäß direkt in Berührung mit diesen tritt, ist die Sinnesschicht fast verschwunden. Inwiefern das Entoderm in diesem Falle bei der Kiemenbildung durch die bloße Berührung formativ mitgewirkt haben könnte, ist schwer bestimmt zu sagen. Sicher ist die vorderste Kiemenreihe, die 2. des Spenders, ohne Einwirkung des Entoderms des Spenders entstanden. Doch könnte das Entoderm des Emp-

fängers vicariierend eingetreten sein. Daß aber bei *Rana esculenta* auch ohne jede Beteiligung des Entoderms des Empfängers Kiemen entstehen können, zeigt der folgende Fall.

Versuchstier Nr. 153 (1912).

Operiert links im II. Stadium, fixiert nach 7 Tagen, Autoplastik. Das gedrehte Stück mehr oral als gewöhnlich ausgeschnitten.

3 Tage nach der Operation entstand links weit oral und dorsal eine Kiemenanlage. Diese wuchs in den folgenden Tagen weiter und war bei der Fixierung etwa so groß wie die 1. normale Kiemenreihe in Fig. 71. Die Form war etwas einfacher, indem nur eine einfache Verzweigung vorlag. Auf der normalen Seite waren die Kiemen etwa halb bedeckt.

Fig. 73.

Nr. 153 (12). Horizontalschnitt durch eine verlagerte, rein ectodermale Kieme von *Rana esculenta* 7 Tage nach der Operation im II. Stadium. Die Kieme steht in keiner Beziehung zum Entoderm. *D* Dotterkörnchen; *DS* Deckschicht; *Me* Mesoderm; *SS* Sinnesschicht. Vergr. $\times$ 205.

Es zeigt sich bei der mikroskopischen Untersuchung, daß die gedrehte Kieme vollständig unabhängig vom Entoderm des Empfängers entstanden ist. Ob es sich hier um die 1. oder 2. ectodermale Kiemenreihe des Spenders handelt, ist schwer zu sagen, ebenso warum nur die eine entwickelt und die andere unterdrückt ist. Die gedrehte Kieme liegt dorsal von den Schlundfalten, welche sonst in diesem Falle nicht das Ectoderm berühren. Auch mit der stärksten Vergrößernug sind keine Spuren von etwaigen am Ectoderm anklebenden Entodermzellen zu entdecken. Der Innenraum der Kieme ist von lockerem Mesenchym (Fig. 73) gefüllt, Blutgefäße fehlen vollständig. Charakteristisch ist die Beschaffenheit des Ectoderms. In der Kieme selbst sind die Kerne der Sinnesschicht plattgedrückt, und die Dicke des Kiemenectoderms beträgt nur etwa die Hälfte des naheliegenden Kopfectoderms. Es sieht also gerade so aus wie bei einer Anlage der nicht operierten Kiemen.

Die Differenzierung des Ectoderms ist in diesem Fall interessant, weil es sich um eine vollkommen funktionslose Kieme handelt. Die Verdrängung der Sinnesschicht wird weder durch das Entoderm noch durch Blutgefäße verursacht. Ob die Sinnesschicht später noch total zugrunde ginge wie im typischen Geschehen, ist deshalb nicht zu entscheiden, weil eine Kieme ohne Blutgefäße bald ganz atrophiert.

Dieses Versuchstier, das große Ähnlichkeit mit *Rana fusca* Nr. 14 (1912) hat, ist ein Beweis dafür, daß dem Kiemenectoderm bei *Rana esculenta* eine sehr große Selbstdifferenzierungsfähigkeit zukommt, und daß es überhaupt ohne Entoderm und Blutgefäße eine erste äußere Kieme bilden kann. Es wäre nur möglich, daß das Entoderm der 2. Schlundspalte des Spenders vor der Operation die Anlage der 1. Kiemenreihe beeinflußt hätte, falls es sich wirklich hier um diese handelt. Ist es dagegen die 2. Kiemenreihe des Spenders, so ist auch das ausgeschlossen. Klarer ist in dieser Beziehung der folgende Fall.

Versuchstier Nr. 70 (1912).

Homoplastische Transplantation. Der Empfänger war bei der Operation im II. Stadium, der Spender, von welchem das transplantierte Ectoderm entnommen wurde, war im I. Stadium.

Auch in diesem Fall entwickelte sich am 4. Tage hoch dorsal eine Kiemenanlage, die in den folgenden Tagen zu einer fast normalen äußeren Kieme sich ausbildete. Da nur die eine Kiemenreihe vorhanden ist, läßt sich nicht feststellen, um welche Reihe es sich handelt.

Der Bau dieser Kieme zeigt eine sehr große Ähnlichkeit mit derjenigen in Fig. 73. Eine Berührung mit dem Entoderm des Empfängers findet nicht statt, ebenfalls fehlen die Blutgefäße. Da die Operation im I. Stadium vorgenommen wurde, ist jede direkte Beeinflussung des kiemenbildenden Ectoderms durch das Entoderm des Spenders ausgeschlossen.

Als Parallele zum letzterwähnten Falle teile ich noch folgenden mit:

Versuchstier Nr. 137 (1912).

Operiert im I. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 13 Tagen.

Es entwickelte sich erst am 5. Tage eine Kiemenanlage, und zwar mehr dorsal als die normalen Kiemen. Diese wuchs langsam in den folgenden Tagen und bekam etwa die Form einer normalen äußeren Kieme. Circulation wurde nicht beobachtet. Etwa am 10. Tage fing sie an zu atrophieren und sah bei der Fixierung wie ein ganz dünner Faden aus.

Bei der mikroskopischen Untersuchung kann mit Sicherheit festgestellt werden, daß diese Kieme gar keine Beziehungen zum Entoderm des Empfängers hat, auch ein Blutgefäß fehlt. Da die Operation schon im I. Stadium ausgeführt ist, können wir auch hier bei der Kiemenbildung jede Beeinflussung durch das Entoderm des Spenders in Abrede stellen.

Auf andere Fälle bei *Rana esculenta*, in welchen aus dem gedrehten Ectoderm des Spenders Kiemen gebildet sind, aber bei denen eine sichere Analyse nicht möglich ist, gehe ich hier nicht näher ein. Auch in diesen Fällen ist jedoch mit Sicherheit zu erkennen, daß das Entoderm als Baumaterial bei der Kiemenbildung keine

größere Rolle spielt; nur seine formative Reizwirkung kann in diesen Fällen nicht sicher ausgeschlossen werden.

Es ist wichtig, daß man sich auch bei *Rana esculenta* vor Verwechslungen schützen kann, denn es läßt sich später an Schnittserien noch der Tatbestand erkennen, falls ein Teil des ursprünglichen Kiemenectoderms nicht entfernt ist, sondern sich weiter entwickelt hat. Es zeigt dies der folgende Fall.

Versuchstier Nr. 70 (1912).

Operiert links sehr früh im I. Stadium, fixiert nach 7 Tagen.

Im Operationsprotokoll ist bemerkt, daß dorsal am caudalen Rande des abgelösten Stücks Mesodermzellen hängen geblieben sind. Das Stück ist weiter dorsal und oral als in den anderen Fällen ausgeschnitten.

Es entwickelte sich links eine fast ganz normale 2. Kiemenreihe, nur dorsal war sie etwas unterdrückt. Die 1. dagegen fehlte vollständig, die 3. war äußerlich nicht zu sehen. Im Anfang konnte man an dem Farbenunterschiede sehen, daß der ventrale Rand des gedrehten Stücks schräg oral und dorsal von der Anlage der 2. Kiemenreihe lag. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Schlundfalten in ihrem dorsalen Teil unterdrückt sind, am meisten die zweite, die überhaupt nicht mehr das Ectoderm erreicht. Dagegen ist der ventrale Teil der 3., 4. und 5. Schlundfalte fast normal entwickelt. Außer dem ventralen Teil der 2. Kiemenreihe ist noch die wenig entfaltete 3. Reihe vorhanden. Das gedrehte Hörbläschen liegt dorsal von den Kiemen. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß in diesem Fall ein Teil von dem ursprünglichen Kiemenectoderm unberührt geblieben ist und die Entwicklung der mehr ventral und caudal liegenden Kiemen ermöglicht hat.

(Die mitgedrehten Mesodermzellen erwiesen sich, wenigstens zum Teil, als Anlagen der Vornierenkanäle, denn solche liegen ganz normal entwickelt, weit oral dicht neben dem Auge. Ab und zu habe ich auch in anderen Fällen ähnliche gedrehte Fragmente der Nierenkanäle gesehen, ein Umstand, der beweist, daß auch hier das Anlagematerial selbstdifferenzierungsfähig ist.)

β) Deckschicht gedreht.

Zu erwähnen sind noch diejenigen Versuche, in welchen nur die Deckschicht des Ectoderms gedreht oder durch ein ähnliches Stück ersetzt wurde. Solche Experimente sind bei *Rana esculenta* leicht möglich, bei anderen Anuren dagegen nicht. Es ist bekannt, daß bei Amphibien die beiden Ectodermschichten eine ungleich wichtige Rolle spielen. So z. B. entsteht sowohl das Hörbläschen wie die Linse nur aus der Sinnesschicht. Dagegen geht bei der Entwicklung der Kiemen die Sinnesschicht anscheinend zugrunde, und die Deckschicht bleibt allein als Epithel übrig. Eine experimentell erzeugte Trennung dieser beiden Schichten ist also nicht ohne Interesse, weil sie Auskunft über ihre wirkliche Bedeutung geben kann. Spemann (1912a, S. 85) hat dieselbe Frage bei der Linsenbildung experimentell beleuchtet.

Um zu prüfen, mit welchem Erfolg man die Deckschicht allein ablösen kann, habe ich einige Versuchstiere kurz nach der Operation fixiert. Von diesen sei hier nur folgender Fall näher erwähnt.

Versuchstier Nr. 117 (1912).

Operiert links (Drehung) früh im I. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 8 St.; die Medullarplatte noch offen.

Die Heilung war äußerlich vollständig, aber durch die Farbe konnte man die Grenzen des gedrehten Stückes deutlich erkennen.

Beim Untersuchen der Schnittserie ist keine Spur von der Operation zu sehen. Die Anlage des Hörbläschens und der Kopfnerven sind noch nicht differenziert. Durch die Fixierung und Einbettung hat sich die äußerste Schicht des Ectoderms als eine dünne feste Cuticula von der Unterlage getrennt. Es handelt sich hier nicht um die ganze Deckschicht, sondern nur um die etwas verdickten Außenwände der Zellen, die, miteinander im Zusammenhang, künstlich vom Protoplasma und den übrigen Wänden abgelöst sind. Wahrscheinlich trägt bei *Rana esculenta* diese feste Beschaffenheit der äußeren Zellschicht dazu bei, daß die Deckschicht sich als Ganzes leicht ablöst.

Von den Fällen, in welchen nach der Drehung der Deckschicht Kiemen gebildet wurden, seien hier nur folgende beiden erwähnt.

Versuchstier Nr. 101 (1912).

Operiert links sehr früh im I. Stadium, fixiert nach 4 Tagen, Autoplastik.

Am 3. Tage nach der Operation entstanden beiderseits normale Kiemenanlagen. Am 4. Tage waren die zwei ersten Reihen deutlich differenziert, eine Circulation war noch kaum zu entdecken. Durch den Farbenunterschied konnte man noch ganz genau die Grenzen des gedrehten Ectodermstücks verfolgen. Die linksseitigen Kiemen waren von diesem vollständig bedeckt. Dorsal und caudal von diesen lag ein Stück der gedrehten Haftdrüse.

Bei der Untersuchung der Schnittserie finde ich fast keinen Unterschied zwischen der linken und rechten Seite, nur sind die Kiemen links etwas kleiner als rechts. Das Hörbläschen und die Kopfnerven sind nicht gedreht und sonst normal. Wäre nicht die gedrehte Haftdrüse da, so könnte man überhaupt nicht sehen, daß eine Drehung stattgefunden hat.

Versuchstier Nr. 123 (1912).

Operiert links im I. Stadium, fixiert nach 14 Tagen, Autoplastik.

Etwas später als rechts entstanden links annähernd normale Kiemenanlagen. Diese wuchsen regelmäßig und wurden bald in üblicher Weise von der Opercularfalte bedeckt. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die 1. Kiemenreihe wohl unterdrückt ist, die übrigen dagegen fast normal entwickelt sind. In der 2. Reihe liegen dorsal kleine Überreste der äußeren, hinfälligen Kiemen, sonst handelt es sich um innere, bleibende Kiemen. Sogar die 4. Kiemenreihe ist angelegt. Das Hörbläschen und die Kopfnerven sind von der Operation unberührt.

Außer den hier erwähnten Fällen besitze ich noch mehrere andere, in welchen nach der Drehung der Deckschicht mehr oder weniger normale Kiemen entstanden. Alle diese Fälle ergeben das übereinstimmende Resultat, daß bei *Rana esculenta* in den ersten

Stadien die Deckschicht für die Determination der Kiemenbildung belanglos ist, der Anstoß zur Differenzierung geht vielmehr lediglich von der Sinnesschicht aus. Dasselbe gilt auch für die Bildung der Opercularfalte, worüber ich an anderer Stelle Näheres im Zusammenhang berichten werde. Aus den Drehungen geht noch hervor, daß die Nervenanlagen und das Hörbläschen unabhängig von der Deckschicht entstehen, die Haftdrüse aber nur aus dieser stammt. Der Umstand, daß nach einer Drehung der Deckschicht nicht alle Kiemen ganz normal, oder einige sogar total unterdrückt werden, hängt von der technischen Ausführung der Operation ab. Es gelingt trotz der leichten Lösbarkeit der Deckschicht selten, das ganze Deckschichtstück so geschickt abzulösen, daß die Sinnesschicht nirgends beschädigt wird. Ganz besonders leicht kommt man beim Durchschneiden der Deckschicht in die darunterliegende Sinnesschicht. Wird diese beschädigt, so geht nach meinen Erfahrungen an den betreffenden Stellen ihre Entwicklungsfähigkeit sehr leicht verloren.

Die Tatsache, daß die Deckschicht bei der Kiemenbildung anfangs ganz passiv ist, ist besonders auffallend, nach allem, was wir über die spätere normale Entwicklung der Kiemen kennen gelernt haben. Denn in ihr bleibt anscheinend nur die Deckschicht als Kiemenepithel übrig; sie allein besitzt also die Fähigkeit, sich weiter zu differenzieren. Die Sinnesschicht dagegen wird früh verdrängt.

Es ist dies nur scheinbar ein Gegensatz. Denn wir dürfen nicht vergessen, daß das Kiemenepithel erst durch weitgehende Veränderungen der Deckschicht entsteht und daß diese mittlerweile ganz neue Eigenschaften hat bekommen können. Ohne Experimente würde man von dieser Bedeutung der Sinnesschicht für die Frühentwicklung der Kiemenfäden keine Kenntnis bekommen können[1].

g) Versuche an Hyla arborea.

Meine Drehungsversuche bei *Hyla arborea* haben keine besonders sicheren Erfolge gehabt. Zwar läßt sich trotz der geringen Größe des Keimes die Operation technisch gut ausführen. Das Ectoderm löst sich als Ganzes leicht ab, was ich auch mikroskopisch, an

---

[1] Wie es wirklich mit dem Verschwinden der Sinnesschicht zugeht, ist eine Frage, die nicht ganz klar ist. Aus den Präparaten gewinnt man wohl den Eindruck, daß sie atrophiert. Doch besteht auch die Möglichkeit, daß sie nur mit der Deckschicht so innig verschmilzt, daß man die beiden Schichten nicht mehr auseinanderhalten kann. In dem Falle wäre also das Kiemenepithel aus dem ganzen Ectoderm direkt hergeleitet.

kurz nach der Operation fixierten Versuchstieren, kontrollieren konnte. Die Heilung des transplantierten Ectoderms erfolgte glatt und die Versuchstiere sahen sonst nach der Operation normal aus. In den meisten Fällen unterblieb aber auf der operierten Seite jede Kiemenbildung, oder es entstanden nur ganz kleine, bald wieder verschwindende Anlagen. Auch die normalseitigen Kiemen waren anfangs sehr unansehnlich. Da noch dazu der Laich selten zu haben war und der größte Teil davon von mir zu anderen, besseren Erfolg versprechenden Versuchen verwendet wurde, sind meine Experimente über die Kiemenbildung bei *Hyla* nicht besonders umfassend. Wovon es abhängt, daß das Kiemenectoderm der Transplantate bei *Hyla* so wenig entwicklungsfähig ist, ist schwer bestimmt zu sagen. Es steht wahrscheinlich im Zusammenhang damit, daß auch normal die Kiemen anfangs so außerordentlich klein und wenig entwickelt sind. Auch die Schlundfalten besitzen nach der Operation nicht dieselbe Entwicklungsfähigkeit wie z. B. bei *Bombinator*.

Folgende Fälle, in welchen gedrehte Kiemen entstanden, seien hier erwähnt.

Versuchstier Nr. 226 (1912).

Operiert links im II. Stadium, fixiert nach 3 Tagen, Autoplastik.

Am 3. Tage waren beiderseits zwei kleine Kiemenanlagen ohne Circulation vorhanden. Die linksseitigen lagen etwas mehr oral als die rechtsseitigen. Sie hatten ihrer Größe und Form nach gewisse Ähnlichkeit mit den Kiemenanlagen in Fig. 43.

Mit dem Ectoderm ist etwa $^1/_3$ des Hörbläschens und ein Stück der Haftdrüse gedreht, und diese liegen, das erstere ventral, die letztere dorsal von den Kiemen. Die zwei gedrehten Kiemenanlagen sind sowohl voneinander, wie nach außen, durch typische ectodermale Kiementaschen begrenzt. Die zwei hinteren von diesen kommen in Berührung mit der 3. bzw. 2. Schlundfalte. Diese erreichen nur mit ihrer Spitze das Ectoderm. Soviel ich sehen kann, sind die Kiemen mikroskopisch rein ectodermale Bildungen. Es kann sich hier wohl nur um die zwei ersten normalen Kiemenreihen des Spenders handeln, da die 3. auch rechts noch gar nicht entwickelt ist. Die Verbindung zwischen Ecto- und Entoderm hat in diesem Fall in folgender Weise stattgefunden: 3—2′, 2—3′, (1)—4′, also abweichend vom Schema in Fig. 35C.

Obgleich die gedrehten Kiemen nicht besonders weit entwickelt sind, können wir schon aus diesem Falle sehen, daß auch bei *Hyla* im Ectoderm die Kiemenanlagen schon bei der Operation determiniert waren. Ganz besonders spricht dafür der Umstand, daß eine ectodermale Kiemenreihe, hier die zweite, welche vor der Operation keinen Impuls vom Entoderm des Spenders empfangen haben kann, oral von der 2. Schlundfalte entsteht, also an einer Stelle, an welcher im typischen Entwicklungsgang keine Kiemenfäden auftreten. Deshalb

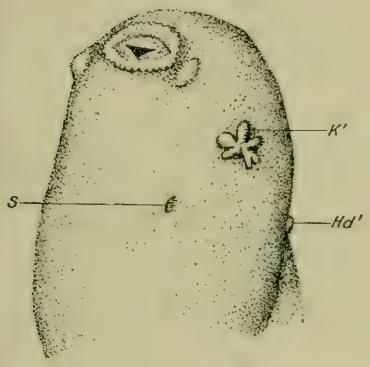
ist auch eine Einwirkung des Entoderms des Empfängers sehr unwahrscheinlich.

Versuchstier Nr. 47 (1912).

Operiert ganz im Anfang des II. Stadiums, Autoplastik, fixiert nach 6 Tagen.

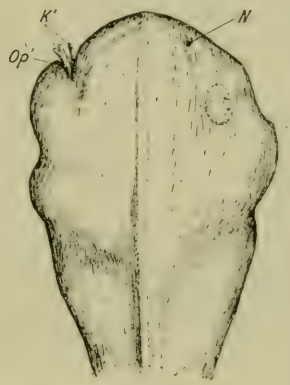
2 Tage nach der Operation entstanden links deutlich nach vorn gedrehte Kiemenanlagen, in Form von zwei, teilweise proximal zusammenhängenden, kurzen Zapfen. In den folgenden Tagen wuchsen diese weiter und bildeten eine ziemlich unregelmäßige Anhäufung von Kiemenfäden mit Circulation. Nach 4 Tagen entstand eine Ringfalte, welche die Kiemen allmählich zu umfassen begann. Es handelte sich hier um die gedrehte Opercularfalte des Spenders.

Fig. 74.



Nr. 47 (12). *Hyla*-Larve 6 Tage nach der Drehung des linken Kiemenectoderms im II. Stadium. Die anfangs größeren gedrehten Kiemen des Spenders sind durch eine Ringfalte stark zusammengeschnürt. *Hd'* gedrehte Haftdrüse; *K'* gedrehte Kiemen; *S* Spiraculum. Vergr. × 20.

Fig. 75.



Nr. 100 (12). *Hyla*-Larve 6 Tage nach der Drehung des Kiemenectoderms im III. Stadium. Das Ectoderm wurde oral vor dem Riechepithel durchschnitten. *K'* gedrehte Kiemen des Spenders; *Op'* gedrehte Opercularfalte. Vergr. × 15.

Fig. 74 zeigt das Tier bei der Fixierung. Durch die enge Ringfalte sind die Kiemen proximal stark zusammengeschnürt. Die Circulation hatte aufgehört. Das Spiraculum ist fast normal; von ihm geht ein sehr enger, stellenweise ganz zugewachsener Gang in die rechte Peribranchialhöhle. Mit dem Ectoderm ist ein Teil des Hörbläschens und der Haftdrüse gedreht, wodurch man sicher feststellen kann, daß die Kiemen aus dem gedrehten Ectoderm entstanden sind.

Die 5. Schlundfalte endigt blind, die übrigen erreichen das Ectoderm. Die 3. und 4. Schlundtasche sind sehr tief, wahrscheinlich war sogar die 3. Spalte zuerst ganz offen und wurde wieder später durch den Druck der Ringfalte distal zugeschnürt.

Durch die höchst unregelmäßige Form der Kiemen, welche durch die starke Zusammenschnürung seitens der Ringfalte erhöht ist, wird es schwer, ein sicheres Urteil über die Kiemenbildung zu gewinnen. Höchstwahrscheinlich handelt es sich hier um die 1. und

2. ectodermale Kiemenreihe des Spenders, die teilweise proximal zusammenhängen. Unter dem Mikroskop ist in diesem Stadium nicht mehr zu entscheiden, ob das Entoderm sich direkt an der Kiemenbildung beteiligt.

Versuchstier Nr. 160 (1912).

Operiert im III. Stadium, Autoplastik, fixiert nach 6 Tagen.

Bei der Operation wurde laut Protokoll der orale verticale Schnitt in der Nasengegend geführt, der größte Teil der Augenanlage blieb am transplantierten Ectoderm hängen und ebenfalls entodermale Zellen von den Schlundfalten.

Erst 4 Tage nach der Operation kamen auf der operierten Seite kleine Kiemenanlagen zum Vorschein und bald darauf eine Opercularfalte, die um 180° gedreht war. Vom Aussehen des Tieres am 6. Tage gibt Fig. 75 ein Bild. Die Opercularfalte, die sehr weit oral liegt, ist ganz typisch. Oral von dieser liegen zwei Kiemenreihen, die zu atrophieren anfangen. Von der Nase ist vorn links nichts zu sehen. Auf der nicht operierten Seite sind die Kiemen längst von der Opercularfalte bedeckt. Das etwas unregelmäßige Spiraculum liegt hier etwa median.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß das Riechepithel und das Auge mit der Linse und das Hörbläschen mit dem Ectoderm gedreht sind. Vom Auge liegt auf der normalen Stelle kaum eine Spur, ebensowenig vom Riechepithel, die Hörbläschenanlage ist dagegen gespalten, denn dorsal ist ein kleines und ventral ein großes Hörbläschen vorhanden. Die von der Opercularfalte halbbedeckten Kiemen stehen in keiner Beziehung zu den sehr stark unterdrückten Schlundfalten. Sie besitzen keine Blutgefäße und zeigen deutlich Spuren einer anfangenden Atrophie. Sie liegen in zwei Reihen und entsprechen, nach der Lage der Opercularfalte zu urteilen, den zwei ersten normalen Kiemenreihen des Spenders.

Wie schon erwähnt, wurde im Operationsprotokoll bemerkt, daß entodermale Zellen mitgedreht sind. Man findet sie noch 6 Tage nach der Operation sehr deutlich wieder und zwar im Zusammenhang mit den gedrehten Kiemen. Die Unterscheidung der beiden Schichten ist hier absolut sicher. Das ganze fast pigmentlose Ectoderm ist sonst vollkommen ohne Dotter, aber in diesem Gebiet liegen dicht an demselben dotterhaltige Zellen, ganz ähnlich wie die übrigen Entodermzellen.

Weil die Operation in diesem Falle sehr spät vorgenommen wurde und Entodermzellen mitgedreht sind, so ist nicht ausgeschlossen, daß das Entoderm bei der Kiemenbildung indirekt eine gewisse Rolle hat spielen können. Immerhin muß das Ectoderm für die Form und Lage der Opercularfalte, wie auch der Kiemenreihen maßgebend gewesen sein. Die von ihrem ursprünglichen Zusammenhang mit den Schlundfalten losgerissenen, an den Kiemenfäden hängenden Entodermzellen des Spenders treten hier nicht so zahlreich auf, daß sie als Baumaterial bei der Kiemenbildung wesentlich in Betracht kommen können.

7. Über Transplantation von Kiemenectoderm von *Rana esculenta* auf *Bombinator*.

Hier seien noch kurz einige Versuche angeführt, bei welchen Ectoderm von *Rana esculenta* auf *Bombinator* transplantiert wurde. Es ist durch eine Reihe von Untersuchungen, vor allem von Born (1896) und Harrison (1904) bekannt, daß zusammengefügte Teile von zwei verschiedenen Anurenarten sich miteinander organisch vereinigen und als ein Ganzes weiter entwickeln. Dieses gelingt allerdings nicht bei jeder beliebigen Kombination von zwei Arten. Deshalb ist es für den Experimentator aus praktischen Gründen wichtig zu wissen, welche Species er zusammenfügen soll, um Erfolg zu haben. Da ich gleichzeitig geeigneten Laich von *Bombinator* und *Rana esculenta* hatte, unternahm ich einige Versuche, um zu prüfen, wie weit eine Übertragung von Ectoderm von der einen Art auf die andere gelingt. Es wurde bei *Bombinator* im I. Stadium bei sechs Exemplaren das Kiemenectoderm in üblicher Weise entfernt und durch ein entsprechendes Stück von *Rana esculenta* gleichfalls aus dem I. Stadium ersetzt. Alle Operationen wurden mit größter Sorgfalt unternommen.

Das transplantierte Stück heilte gut ein und das Ectoderm war anfangs ganz glatt. Durch den Farbenunterschied konnte man noch 2 Tage nach der Operation die Grenzen des fremden Ectoderms deutlich sehen. Zu einer weiteren Differenzierung dieses Ectoderms kam es aber in keinem von meinen 6 Fällen. Das fremde Ectoderm fing allmählich an zugrunde zu gehen und wurde in kleinen Flocken abgestoßen.

Nach diesen Versuchen zu urteilen, wäre also eine Übertragung von Ectoderm von *Rana esculenta* auf *Bombinator* nicht günstig. Weitere Versuche sind noch nötig, um die Frage definitiv zu lösen. Durch Untersuchungen von Born (1897, S. 461) und Spemann (1912b, S. 10) ist festgestellt, daß größere zusammengeheilte Teilstücke (Ecto + Ento + Mesoderm) dieser beiden Arten einige Zeit lebensfähig sind. Braus (1906c, S. 577) hat Extremitätenanlagen von *Rana esculenta* auf *Bombinator* und umgekehrt inoculiert und gefunden, daß diese sich nur eine verhältnismäßig kurze Zeit entwickeln können.

8. Über Regeneration von Kiemenectoderm.

Um zu prüfen, inwiefern das Kiemenectoderm neugebildet werden kann, habe ich folgenden Versuch gemacht. Ein viereckiges Stück,

das gesamte ectodermale Anlagematerial der Kiemen umfassend (s. Fig. 34), wurde ausgeschnitten. Dadurch entstand eine große offene Hautwunde. Diese heilte aber in verhältnismäßig kurzer Zeit, indem von allen Seiten durch energisches Wachstum die Wundränder gegen die Mitte rückten. Dadurch wurde das weggenommene Ectodermstück durch neugebildetes rasch ersetzt. Immerhin vollzog sich in vielen Fällen der ganze Wundheilungsprozeß nicht ohne erhebliche Verletzung des unbedeckten Meso- und Entoderms des Kiemengebietes. Solange die große Wunde offen war, wurden Meso- und Entodermzellen abgestoßen.

Gewöhnlich hatte sich bei meinen Versuchen nach 6—12 Stunden ein neues Ectoderm gebildet, und die Wunde war vollständig geheilt. In mehreren Fällen sah man anfangs an einem eben geheilten Versuchstier (*Bombinator*) äußerlich kaum eine Spur von der Operation, in anderen Fällen dagegen war die Kopfregion mehr oder weniger schief.

Die Entwicklung der Kiemen bei derart operierten Larven vollzog sich sehr verschieden, wie aus folgendem Bericht hervorgeht. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß die Heilung der sehr großen Wunde in den verschiedenen Fällen einen etwas verschiedenen Verlauf nahm. Durch kleinere Eingriffe, wobei nur ein Teil des Kiemenectoderms entfernt wird, könnte man wohl diesem lästigen Umstand entgehen, aber gleichzeitig wird es nachher schwerer zu wissen, wo die Grenze zwischen dem ursprünglichen und dem neugebildeten Kiemenectoderm liegt. Ich habe deshalb immer ein möglichst großes Stück entfernt, um sicher zu sein, daß kein ursprüngliches ectodermales Anlagematerial für die Kiemenbildung übrig blieb.

Versuche an Bombinator.

Ich teile hier zuerst meine Versuche bei *Bombinator* mit und lasse dann diejenigen bei *Rana fusca* folgen; bei den übrigen Arten habe ich nur vereinzelte Versuche gemacht.

Bei *Bombinator* wurden im ganzen 16 solche Operationen vorgenommen.

I. Stadium, 4 Versuchstiere, davon 2 histologisch untersucht. Bei 3 Versuchstieren entstanden Kiemen, bei einem keine.

Versuchstier Nr. 159 (1911).

Fixiert nach 3 Tagen, links operiert, während das Medullarrohr ganz offen war.

Nach 24 Stunden fast normal, keine Kiemen, nach 48 Stunden rechts große Kiemenanlagen, links ganz kleine. Nach drei Tagen bei der Fixierung beider-

seits eine Opercularfalte, zwei noch getrennte Atemöffnungen, die linke viel kleiner als die rechte. Die histologische Untersuchung ergibt, daß links drei Kiemenreihen vorhanden sind, wenn auch kleiner als auf der rechten Seite. Besonders klein ist die 1. Reihe. Die 3. und 4. Schlundspalte sind offen. Die 5. Schlundfalte erreicht nicht das Ectoderm. Der Peribranchialraum ist links kleiner als rechts.

Versuchstier Nr. 66 (1911).

Fixiert nach 4 Tagen, Operation links.

Bei der Operation war das Medullarrohr vorn offen. Kiemenanlagen entstanden rechts nach 2 Tagen, links nach 3 Tagen. Am 4. Tage waren die Kiemen rechts noch etwas größer als links.

Versuchstier Nr. 166 (1911).

Fixiert nach 2 Tagen, Operation links.

Bei der Operation war das Medullarrohr ganz offen. Nach 24 Stunden war das Tier von außen normal, nach 48 Stunden waren Kiemen mit Circulation beiderseits vorhanden, links etwas kleiner als rechts.

Versuchstier Nr. 74 (1911).

Fixiert nach 4 Tagen, Operation links.

Bei der Operation war das Medullarrohr ganz offen. Nach 24 Stunden war der Kopf schief, nach 48 Stunden waren rechts Kiemenanlagen vorhanden, links keine. Nach 4 Tagen waren rechts halbbedeckte Kiemen, links nur eine Grube, dorsal von einer opercularfaltenartigen Bildung begrenzt.

Die histologische Untersuchung zeigt, daß links keine Kiemen vorhanden sind. Die entodermale Mundhöhlenwand ist stark nach innen gedrückt, so daß die Schlundfalten unregelmäßig und teilweise zurückgebildet sind.

Stadium II, 7 Regenerationsversuche, davon 6 histologisch untersucht; bei 2 Versuchstieren waren Kiemen gebildet, bei 5 keine.

Versuchstier Nr. 38 (1911).

Fixiert nach 10 Tagen, Operation links.

Das weggenommene Ectodermstück war größer als gewöhnlich. Nach 24 Stunden war der Kopf schief, nach 48 Stunden waren rechts große Kiemenanlagen, links keine vorhanden; der Kopf weniger schief. Nach 5 Tagen war eine Opercularfalte links, aber äußerlich keine Kiemen zu sehen. 10 Tage nach der Operation sah das Tier äußerlich normal aus, ein medianes Spiraculum war vorhanden.

An Schnittserien kann man feststellen, daß links die 2. und 3. Kiemenreihe entwickelt sind, und dazu noch die Anlage der 4. Die 1. Reihe dagegen fehlt. Die 2. und 3. Schlundtasche endigen blind, die 4. und 5. Schlundspalte sind dagegen offen. Das Fehlen der ersten Kiemenreihe steht offenbar im Zusammenhang mit der Zurückbildung der 2. und 3. Schlundfalte.

Versuchstier Nr. 65 (1911).

Fixiert nach 4 Tagen, Operation links.

1 Tag nach der Operation war der Kopf wenig schief, nach 3 Tagen waren rechts Kiemen, links keine vorhanden. Nach 4 Tagen waren auch links Kiemen und eine kleine Opercularfalte entwickelt.

Versuchstier Nr. 155a (1911).

Fixiert nach 1 Tage, Operation links.

24 Stunden nach der Operation waren rechts deutliche Anlagen der zwei ersten Kiemenreihen, links dagegen war die Kiemengegend äußerlich ganz eben,

der Kopf etwas schief. Die Untersuchung der Schnittserien ergibt, daß die linken Schlundfalten sehr regelmäßig sind. Sie berühren kaum das Ectoderm. Auch die Blutgefäßanlagen sind normal. Das Versuchstier ist noch so jung, daß sich später hätten Kiemen entwickeln können.

Versuchstier 155b (1911).

Fixiert nach 2 Tagen, Operation links.

Der Kopf war 24 Std. nach der Operation schief, nach 48 Std. waren rechts große Kiemen, links keine vorhanden. Fig. 76 zeigt den Bau der Kiemengegend. Der Schnitt geht genau horizontal. Die durch die Heilung der Operationswunde verursachte Biegung des Kopfes hat die Wand der Mundhöhle nach innen gedrückt. Deshalb wird die ganze Kiemengegend unregel-

Fig. 76.

Nr. 155b (11). Horizontalschnitt durch die Kiemenregion einer *Bombinator*-Larve 2 Tage nach Entfernung des Kiemenectoderms im II. Stadium. *Sf II*, *V* 2., 5. Schlundfalte. Vergr. × 40.

mäßig. Die Schlundfalten 2—5 sind deutlich vorhanden, erreichen aber nicht das Ectoderm. Man kann mit größter Sicherheit annehmen, daß in diesem Fall sich später keine Kiemen entwickelt hätten.

III. Stadium, 5 Regenerationsversuche. Bei 2 entwickelten sich Kiemen, bei 3 keine; alle histologisch untersucht.

4 Versuchstiere gleichzeitig links operiert; nach 1 Tage waren alle äußerlich gleich.

Versuchstier Nr. 201a (1911).

Fixiert nach 1 Tage.

Auf der rechten Seite waren deutliche Kiemen, links aber keine. Alle 5 Schlundfalten sind regelmäßig und sogar in Berührung mit dem Ectoderm, auch die Blutgefäße sind regelmäßig. Eine spätere Kiemenentwicklung ist in diesem Falle wahrscheinlich.

Versuchstier Nr. 201b (1911).

Fixiert nach 2 Tagen, links operiert.

Rechts waren große Kiemen und eine kleine Opercularfalte vorhanden, links keine Kiemen, aber wohl eine Opercularfalte. Die Schlundfalten sind

regelmäßig mit tiefen Schlundtaschen. Nur die 4. und 5. sind in Berührung mit dem Ectoderm. Die Blutgefäße sind deutlich vorhanden.

Versuchstier Nr. 201 c (1911).

Fixiert nach 2 Tagen, operiert links.

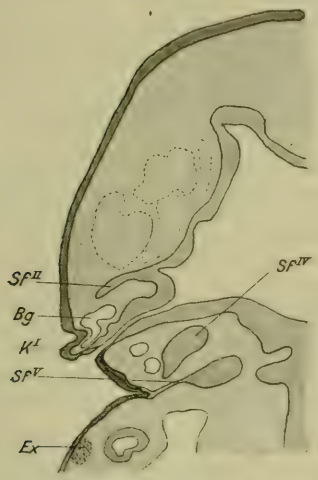
Die 2., 3. und 5. Schlundfalte erreichen das Ectoderm, die 4. Falte ist distal nach hinten verschoben und endigt blind (Fig. 77). Die 3. Schlundspalte ist offen. Die 1. Kiemenreihe ist vorhanden und besteht aus drei kleinen Kiemenfäden, die übrigen fehlen. Eine Opercularfalte ist angelegt.

Versuchstier Nr. 201 d (1911).

Fixiert nach 3 Tagen; operiert links.

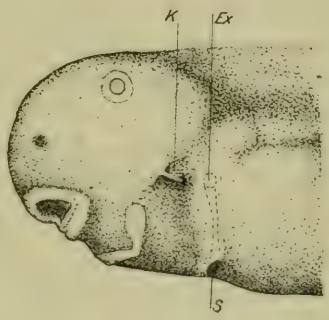
Das Aussehen des Tieres bei der Fixierung zeigt Fig. 78. Ein medianes

Fig. 77.



Nr. 201 c (11). Horizontalschnitt durch die Kiemengegend einer *Bombinator*-Larve 2 Tage nach der Entfernung des Kiemenectoderms im III. Stadium *Bg* Blutgefäß; *Ex* Extremität; *KI* regenerierte 1. Kiemenreihe; *Sf II—V* 2.—5. Schlundfalte. Vergr. $\times$ 52.

Fig. 78.



Nr. 201 d (11). *Bombinator*-Larve 3 Tage nach der Entfernung des Kiemenectoderms im III. Stadium. *Ex* Extremität und ihre Beziehungen zum Peribranchialraum (durch eine punktierte Linie bezeichnet). *K* regenerierte Kieme; *S* Spiraculum. Vergr. $\times$ 13.

Spiraculum ist vorhanden. Links geht von diesem ein schmaler Gang bis zur Extremitätenanlage. Es handelt sich hier um den hinteren Teil des Peribranchialraumes. Die Schlundfalten sind alle vorhanden und die Schlundtaschen sind tief. Nur die 3. Schlundfalte geht distal als ein schmaler Strang bis zum Ectoderm, wo eben eine kleine kiemenartige Bildung entsteht (Fig. 78). Diese hat keine Beziehungen zu den Blutgefäßen.

Versuche mit Rana fusca.

Bei dieser Art habe ich im ganzen 11 Versuche gemacht. Von den Versuchstieren waren 6 im I. Stadium und 5 im II. operiert. Bei der Heilung der Wunde wurden ziemlich viele Mesodermzellen ausgestoßen und auch das Entoderm anscheinend etwas beschädigt.

In keinem von meinen Fällen entstanden sog. äußere Kiemen, wohl aber in drei Fällen sog. innere Kiemen. Diese Versuchstiere waren im I. Stadium operiert. Ich will hier nicht näher auf die einzelnen Fälle eingehen. In den drei Fällen, in welchen die inneren Kiemen sich bildeten, waren auch die Schlundspalten vorhanden.

Über die Regeneration der Kiemen bei *Rana fusca* hat Braus (1906b, S. 552—554) früher Versuche gemacht. Er zerstörte mit einem heißen Messerchen sowohl bei Stadien, welche noch ohne sichtbare Kiemen waren (etwas älter als mein Stadium III), wie auch bei solchen, bei welchen die äußeren Kiemen gerade zum Vorschein kamen, die ganze Kiemendarmwand, also Ento-, Meso- und Ectoderm.

Bei derart operierten Larven regenerierten sowohl die äußeren (lateralen) wie inneren Kiemen.

Von diesen Versuchen weichen die meinigen insofern ab, als bei diesen keine Regeneration der äußeren Kiemen stattfand. Die Operationsmethode und das Entwicklungsstadium des Versuchstieres scheinen hier also eine große Rolle zu spielen. Vielleicht wurde bei meinen Versuchen die Kiemenregion stärker beschädigt als bei denjenigen von Braus.

Resultat der Regenerationsversuche.

Bei den anderen Arten habe ich nur vereinzelte Regenerationsversuche gemacht und kann vorläufig nichts Bestimmtes aus diesen schließen.

In der Literatur finden sich sonst auch wenig Angaben über Regeneration der Kiemenanlagen. Nach Barfurth (1906, S. 63) regenerieren leicht fertig ausgebildete Kiemenfäden der Amphibien. Dies bezieht sich wohl hauptsächlich auf die Urodelen. Clemens (1895, S. 143) erwähnt auch Fälle, in welchen verschiedene Amphibienarten mit ganz verstümmelten Kiemen längere Zeit gelebt haben, ohne daß Regeneration eingetreten ist.

Aus meinen Regenerationsversuchen bei *Bombinator* geht hervor, daß sämtliche Kiemen aus dem neugebildeten Ectoderm entstehen können. Der sehr wechselnde Bau der Kiemenregion der operierten Tiere hängt lediglich mit der Art und Weise der Operation und der Heilung der Wunde zusammen. Im allgemeinen scheint eine möglichst frühe Operation (I. Stadium) die geringsten Unregelmäßigkeiten in der späteren Entwicklung hervorzurufen.

In meinen Fällen unterbleibt manchmal jede Kiemenbildung, manchmal erfolgt sie sehr atypisch, indem nur einige Kiemenreihen gebildet werden, und zwar nur diejenigen, welche mit den Schlund-

falten in Kontakt sind. Ob die Bildung der Kiemenfäden in Abhängigkeit von der typischen Entwicklung der Schlundfalten steht oder nicht, ist aus meinen Fällen nicht mit Sicherheit zu schließen. Man könnte hier wohl annehmen, daß erst eine Auslösung durch die Schlundfalten nötig ist, ehe die Bildung der Kiemenfäden erfolgt. Eine solche Annahme findet aber keine Bestätigung durch meine Versuche über die Differenzierung des ursprünglichen Kiemenectoderms. Als Baumaterial ist das Entoderm in diesen Fällen nicht unbedingt nötig, denn mehrere durch Regeneration gebildete Kiemenfäden sind rein ectodermal, in anderen nimmt das Entoderm histologisch nur wenig Anteil. (Vergl. hierzu auch den Nachtrag.)

Die Regenerationsfähigkeit des Anlagematerials anderer ectodermaler Organe ist nach den Angaben in der Literatur verschieden. Nach Spemanns Angaben (1910, S. 456) werden weder Teile, noch das ganze Anlagematerial des Labyrinths (*Rana esculenta*) durch Regeneration neu ersetzt. Dasselbe habe ich bei allen von mir untersuchten Arten auch beobachtet (siehe S. 476). Für das Riechepithel wird dagegen von Bell (1907, S. 475) angegeben, daß bei *Rana esculenta* nach Entfernung des Anlagematerials eine Regeneration eintritt, ohne daß irgendeine Beeinflussung durch die Riechnerven stattfindet. Da mir vorläufig systematisch ausgeführte Versuche über dieses Problem fehlen, kann ich kein endgültiges Urteil über die Versuche Bells geben. So viel habe ich beobachtet, daß manchmal Teile der Riechplacode, welche in der normalen Lage geblieben waren, nicht durch Regeneration die ursprüngliche Größe der gesamten Placode erreichen (*Rana esculenta*, *Hyla arborea*). Übrigens spielt sicher bei derartigen Regenerationsversuchen die Methode eine große Rolle. Je nachdem, wie groß das entfernte Ectodermstück ist, welches das typische Anlagematerial der Riechplacode enthält, kann das Resultat ein verschiedenes werden.

VI. Allgemeiner Teil.

1. Ergebnisse der histologischen Analyse der typischen Entwicklung.

Durch die mikroskopische Untersuchung der normalen Entwicklung ist nachgewiesen, daß das Entoderm bei der Kiemenbildung in umfangreicherem Maße beteiligt ist, als man früher glaubte. Greil (1905b, 1906a), der diese Entdeckung zuerst gemacht hat, will sogar sämtliche Anurenkiemen für hauptsächlich entodermale Bildungen

halten. Die Beweise dafür findet er in dem histologischen Bau der Kiemenanlagen während ihrer ersten Entwicklung.

Wie ich bei der Besprechung der normalen Entwicklung dargelegt habe, vollzieht sich aber die Ontogenese der Kiemenfäden bei den verschiedenen Arten sehr verschieden. Eine histologische Analyse, durch welche die genaue Feststellung des Anteils der verschiedenen Keimblätter als Baumaterial bei der typischen Kiemenbildung immer möglich wäre, ist nicht durchzuführen.

Bei den Anuren werden zweierlei Kiemen unterschieden, die sog. äußeren und inneren. Die ersteren bestehen nur ganz kurze Zeit und können deshalb »hinfällige« Kiemen genannt werden. Die letzteren existieren dagegen das ganze Larvenleben, sind also im Vergleich mit den ersteren »bleibende« Kiemen. Alle Arten haben gut entwickelte »bleibende« Kiemen. Die »hinfälligen« Kiemen sind am besten entwickelt bei *Rana fusca*, noch sehr deutlich bei *Rana esculenta* und *Bufo*, klein bei *Hyla*. Bei *Bombinator* kommen sie nicht vor.

Es kommt bei unserer Frage weniger darauf an, welches Schicksal die Kiemen später haben, als darauf, wie sie anfangs entstehen. Wenn auch keine scharfen Grenzen zu finden sind, so kann man hierbei doch zwei Entwicklungstypen unterscheiden. Die zuerst angelegten Kiemenfäden entstehen als eine direkte Ausbuchtung des dorsalen Teiles der Kiemenwülste, die späteren, mehr ventral liegenden, entwickeln sich dagegen aus kleinen, anfangs mehr oder weniger soliden Epithelknospen. Bei der ersten Art der Entwicklung gelingt histologisch die Verfolgung des Schicksals der einzelnen Keimblätter in der Kiemenanlage bei der typischen Ontogenese einigermaßen gut, bei der anderen Art aber fast gar nicht.

Nach der zweiten Art, also als epitheliale Knospen, werden die Anlagen sämtlicher sog. inneren, bleibenden Kiemen bei *Rana*, *Bufo* und *Hyla* angelegt, bei *Bombinator* die caudale Kiemenreihe auf sämtlichen Bogen. Am Aufbau dieser Kiemenanlagen ist eine Beteiligung sowohl des Ento- wie Ectoderms sicher. Welche Rolle aber diese beiden Keimblätter bei der Entfaltung der Anlage spielen, kann man nicht direkt beobachten. So viel ist sicher, daß eine Verdrängung der Sinnesschicht des Ectoderms (im Sinne Greils) durch das Entoderm nicht vorkommt und infolge der ganzen Entwicklungsweise dieser Kiemenanlagen nicht vorkommen kann.

Auch durch meine Experimente ist es mir nicht gelungen, die verschiedenen Faktoren, welche die Entwicklung dieser Art von

Kiemen bedingen, näher zu analysieren. Eine Züchtung des ectodermalen Anlagematerials getrennt vom Meso- und Entoderm gab immer einen negativen Erfolg. Weder das Meso-Entoderm für sich noch das Ectoderm allein haben Kiemen gebildet. Hieraus ist nur zu schließen, daß ein Hemmungsfaktor vorliegt. Über seine Natur sagen die negativen Resultate hier nichts Näheres.

Bei denjenigen Kiemenanlagen, welche als direkte Ausbuchtungen der Kiemenwülste entstehen, ist die histologische Analyse leichter durchzuführen. Auch meine Experimente gaben hier sichere positive Erfolge. Zu dieser Gruppe von Kiemenanlagen gehören sämtliche sog. äußere, hinfällige Kiemen bei *Rana*, *Bufo* und *Hyla* samt der oralen Reihe der *Bombinator*-Kiemen auf den drei ersten Kiemenbogen.

Am auffallendsten liegen die Verhältnisse bei *Rana fusca*, bei welcher Art diese Kiemen außerordentlich groß sind. Die histologische Analyse ergibt, daß hier fast rein ectodermale Bildungen vorliegen. Das Entoderm der Schlundfalten kommt nur ganz proximal in den Kiemenfäden mit dem Ectoderm in Berührung. Es kann also im Sinne Greils (1906a, S. 260) von einer passiven Vortreibung des Ectoderms durch das Entoderm keine Rede sein.

Auch bei *Rana esculenta* und *Bufo vulgaris* ergibt die histologische Untersuchung, daß die sog. äußeren Kiemen aus fast rein ectodermalem Material gebildet werden.

Bei *Hyla arborea*, welche Art anfangs außergewöhnlich kleine Kiemen hat, sind diese nicht mehr als rein ectodermal zu bezeichnen, denn vereinzelte entodermale Zellen aus den Schlundfalten dringen unter das Ectoderm der Kiemenwülste.

Noch auffallender ist dies bei *Bombinator pachypus* der Fall. Daß es sich hier um »bleibende« Kiemen handelt, hat keine Bedeutung, weil diese sonst ähnlich entstehen wie die »hinfälligen« der anderen Arten. Die Richtigkeit der Greilschen Entdeckung, daß bei *Bombinator* das Entoderm sogar am Aufbau der ersten Kiemen beteiligt ist, habe ich bestätigen können. Seine Auffassung über die Bedeutung desselben muß ich aber für unzutreffend halten. Was speziell *Bombinator* anbetrifft, so habe ich hervorgehoben, daß eine Verdrängung der Sinnesschicht durch das Entoderm bei der normalen Entwicklung der zuerst angelegten Kiemen anscheinend wohl stattfindet (Fig. 16), aber nicht sogleich eine totale, da besonders in den Spitzen der Kiemen diese Schicht lange Zeit übrig bleibt. Auch die entodermalen Zellen gehen sehr rasch zugrunde, und nur das Endothel

und das aus der Deckschicht hervorgegangene Epithel der Kiemen bleiben übrig. Dieses Epithel differenziert sich aber später sehr stark, und dadurch entsteht die reiche Verzweigung der anfangs einfachen Kiemenfäden.

2. Ergebnisse der Experimente.

A. Terminologisches.

Wenn auch durch die histologische Analyse der typischen Entwicklung festgestellt ist, daß das Entoderm bei der Kiemenbildung beteiligt ist, so ist dadurch noch nichts Sicheres über seine Bedeutung gewonnen. Denn selbst in den Fällen, in welchen nur Ectoderm am Aufbau beteiligt ist, könnte doch das Entoderm als mitbestimmender Faktor für die Entwicklung nötig sein, z. B. in der Weise, daß eine Schlundtasche das Ectoderm berühren mußte, ehe das Ectoderm beginnen kann, Kiemenfäden zu entwickeln. Es wäre dies ein Vorgang etwa analog der Linsenbildung in Fällen, in welchen eine Berührung des Ectoderms durch den sekundären Augenbecher nötig ist, aber die Bildung selbst dann lediglich aus Material des Ectoderms erfolgt (Spemann, 1912a, S. 88).

So ist die Frage nach dem Baumaterial nicht schlechthin identisch mit der Frage nach den Bildungsfaktoren. Das Entoderm könnte in sehr hohem Grad als Baumaterial für die Kiemenfäden und andere Kiemenbestandteile benutzt werden und trotzdem als determinierender Faktor für die Kiemenbildung unwirksam, ja auch bloß als Baumaterial entbehrlich oder ersetzbar sein.

Als determinierender Faktor wird hier im Sinne Roux' (1905, S. 140, 1912, S. 96, 175) ein Keimblatt (oder dessen Teile) benannt, welches die Art des Geschehens, hier z. B. Form und Lagebeziehungen der Kiemen, bestimmt. Weiter ist noch zu unterscheiden, ob Ausführungs- oder Realisationsfaktoren (Roux, 1905, S. 140, 1912, S. 96, 176, 330) vorkommen, also solche, »die zur Ausführung des durch die Determinationsfaktoren in seiner Art ‚Bestimmten' nötig sind, selber die Art des Geschehens und seiner Produkte nicht beeinflussen«.

Was über diese Fragen durch meine Experimente und die morphologische und histologische Analyse der gezüchteten Tiere und den Vergleich dieser Befunde mit dem typischen Entwicklungsgang ermittelt wurde, sei hier zusammengefaßt.

B. Entwicklung der Kiemenfäden.

1. Über die experimentelle Methode.

Um die Bedeutung des Ectoderms bei der Kiemenbildung zu prüfen, wurde das ectodermale Anlagematerial aus einem Keim entnommen, ehe noch sichtbare Kiemenanlagen vorhanden waren. Ich gehe hier von solchen Fällen aus, in welchen das betreffende Ectodermstück noch nicht in Berührung mit dem Entoderm war und folglich von diesem in keiner Art direkt beeinflußt worden ist. Es ist dies in meinem I. Ausgangsstadium der Fall, in welchem keine der entodermalen Schlundfalten entwickelt ist. Hier sei noch bemerkt, daß dies schon unter dem Präpariermikroskop zu kontrollieren ist. In meinen älteren Stadien sind allerdings die vorderen Schlundtaschen in Berührung mit Ectoderm. Bei diesen sind also für die unabhängige Differenzierung des Ectoderms als beweisend nur diejenigen Reihen von Kiemenfäden zu betrachten, deren Anlagen trotzdem noch nicht in Berührung mit Entoderm gewesen sein konnten. Es ist dies bei Stadium II die Anlage der 2. und der folgenden Kiemenreihen, bei Stadium III die Anlage der 3. und folgenden.

Die Beeinflussung durch die bloße Berührung des Entoderms könnte für die Entwicklung des Ectoderms von zweierlei Art sein. Man könnte hier im Sinne Herbsts (1901) eine formative Reizwirkung annehmen. Dadurch wäre das Entoderm für die Art der Differenzierung des Ectoderms bestimmend. Hier käme z. B. in erster Reihe die Determination der Lage der Kiemenanlagen im Ectoderm in Betracht. Stellt man eine formative Reizwirkung in Abrede, so könnte das Entoderm noch als ein Auslösungsfaktor im Sinne Roux' (1912, S. 32) wirksam sein, also die Kiemenentwicklung im Ectoderm in Gang setzen, ohne dabei für die Art derselben bestimmend zu sein.

In denjenigen Fällen, in welchen das Entoderm das Ectoderm auch nur oral berührt, könnte der Einwand gemacht werden, daß schon diese Berührung genügt, um den ganzen Cyclus der Kiemenfadenentwicklung im Ectoderm auszulösen. Man könnte voraussetzen, daß hier ein analoger Auslösungsvorgang stattfindet, wie derjenige in der Entwicklung von Selachierflossen, welcher von Braus experimentell nachgewiesen ist. Es zeigte sich (1906a, S. 289), daß bei *Scyllium*-Embryonen die Differenzierung der Radien der Brustflosse voneinander in bestimmter Reihenfolge ausgelöst wird. »Das Material für die Bildung der Radien des Meso- und Propterygium ist in loco vor-

handen. Der Anstoß für die Verdichtung des Blastems zu Skeletcentren als dem Initialstadium der Radienbildung muß jedoch vom Metapterygium und zwar von den cranial gelegenen Radien seines Basale ausgehen.«

Streng genommen sind hier also für die vom Entoderm unabhängige Differenzierung des Ectoderms nur diejenigen von meinen Fällen beweisend, in welchen Kiemenectoderm, welches überhaupt nicht mit Kiemenentoderm in Berührung war, zu den Versuchen verwendet wurde. Dies ist in einer genügenden Anzahl von Fällen mit positivem Erfolg geschehen. Infolgedessen ist der oben genannte Einwand widerlegt und folglich auch das Resultat aus dem von Stadium II und III entnommenen Ectoderm mit der nötigen Kritik zu verwerten.

Für die Beweisführung über die Bedeutung der verschiedenen Keimblätter bei der Kiemenbildung kommen hier in Betracht:

1) Transplantation von Kiemenectoderm des Spenders[1] auf den Bauch des Empfängers.

2) Transplantation von Bauchectoderm des Spenders an die Stelle des vollständig entfernten Kiemenentoderms des Empfängers.

3) Transplantation von Kiemenectoderm des Spenders an die Stelle des Kiemenectoderms des Empfängers mit einer Drehung um 180° (siehe Fig. 35, S. 490).

4) Transplantation von Bauchectoderm des Spenders an die Stelle des Kiemenectoderms des Empfängers.

2. Determination und Auslösung der ersten Entwicklung der Kiemenfäden.

Die Experimente der Reihe 1 ergaben bei *Rana fusca* die klarsten Resultate. Hier bilden sich ohne Einwirkung des Entoderms des Empfängers normale Anlagen der Kiemenfäden. Da auch jegliche Einwirkung des Entoderms des Spenders auszuschließen ist, so ist bei *R. fusca* mit Sicherheit das Anlagematerial im Ectoderm determiniert und auch ein auslösender Faktor in diesem gelegen. Es handelt sich um eine vollkommene Selbstdifferenzierung im Sinne Roux' (1912, S. 367).

Bei *Bombinator* bilden sich bei den Experimenten dieser Art nur kleine Stummelchen. Es ist daraus nur zu schließen, daß die

[1] Bezüglich der Bedeutung der Namen Spender und Empfänger verweise ich hier auf die auf Seite 490 gegebene Erklärung.

Entwicklung infolge des Experimentes stärker gehemmt ist als bei *R. fusca*. Auch bei *R. fusca* bilden sich die Kiemenfäden zurück, wenn sie eine Zeitlang bestanden haben.

In Übereinstimmung mit den Experimenten der Reihe 1 stehen auch diejenigen der Reihe 2, die nur bei *Bombinator* ausgeführt wurden. Auch hier bildeten sich aus dem Ectoderm Kiemenanlagen, nachdem das Kiemenento- und Mesoderm schon im I. Stadium vollständig entfernt war. Daraus ist zu schließen, daß weder eine formative Reizwirkung noch eine bloße Auslösung durch das Entoderm nötig ist, um das Ectoderm zur Kiemenbildung zu veranlassen.

Über die Fähigkeit des Ectoderms, ohne Mitwirkung des Entoderms Kiemen zu bilden, gibt noch die 3. Reihe der Experimente Aufschluß. Bei den Drehungen von Transplantaten wird manchmal beobachtet, daß aus diesen Kiemenfäden entstehen, die gar keine direkten Beziehungen zu den Schlundfalten haben. Dies hängt entweder davon ab, daß die betreffende Schlundfalte aus irgendeinem Grunde in ihrer Ausbildung gehemmt ist, oder davon, daß die betreffende Stelle des Transplantats an einem Platze liegt, wo typisch keine Schlundfalte vorhanden ist.

Bei *Bombinator* ist z. B. bei Versuchstier Nr. 100 (1911) und 198 (1911) die Anlage der typischen 3. Kiemenreihe des Spenders entwickelt oral von der unterdrückten 2. Schlundfalte des Empfängers (Fig. 50, S. 513). Diese rein ectodermale Kiemenanlage hat weder im Spender noch im Empfänger direkte Beziehungen zum Entoderm gehabt.

Auch bei *Rana esculenta* gibt ein Fall von meinen Drehungsversuchen sichere Auskunft über diese Fragen. Beim Versuchstier Nr. 70 (1912) S. 118 ist aus dem Ectoderm des Spenders eine typische Kiemenanlage ohne jede Beziehung zu den Schlundfalten des Empfängers entstanden. Da es sich hier um Kiemenectoderm aus dem Stadium I handelt, ist klar, daß das Anlagematerial im Ectoderm determiniert war und zur Entwicklung keinen vom Entoderm kommenden Reiz nötig hatte.

Es gibt in der typischen Entwicklung keine Kiemenfäden auf dem Hyoidbogen der Anuren. Nun bilden sich in meinen Fällen bei *Bombinator*, *Rana fusca*, *R. esculenta* und *Hyla arborea* übereinstimmend trotzdem Kiemenfäden auf dem Hyoidbogen des Empfängers aus, wenn das Ectoderm desselben durch Kiemenectoderm eines weiter caudal gelegenen Bogens des Spenders (z. B. des 2. oder 3. Kiemenbogens) ersetzt wird. Es ist in diesem Falle klar, daß der

Impuls vom Ectoderm allein ausgehen muß, da dieses auf den betreffenden Bögen stets Kiemenfäden bildet. Es wäre wenigstens ohne komplizierte Hilfshypothesen nicht einzusehen, wie das Entoderm der Schlundtaschen eine Kiemenbildung auf dem Hyoidbogen anregen sollte, da es im typischen Entwicklungsgang nicht geschieht.

Bei *Rana esculenta* habe ich experimentell ermitteln können, daß von den beiden Schichten des Ectoderms nur die basale Sinnesschicht die Kiemenbildung determiniert und Sitz des Auslösungsfaktors ist. Dies ist um so auffallender, als später bei der typischen Entwicklung der Kiemenfäden nur die Deckschicht übrig bleibt und die Sinnesschicht anscheinend verschwindet.

Durch diese Befunde ist festgestellt, daß das übliche Kiemenectoderm alle Faktoren enthalten kann, welche zum Beginn der Bildung von Kiemenfäden nötig sind. Eine andere Frage ist aber die, ob das Kiemenectoderm die einzige Stelle im Körper ist, welche diese Faktoren enthält oder ob nicht die Kiemenbildung auch von anderen Punkten aus induciert werden kann? Diese Frage ist so zu lösen, daß fremdes Ectoderm an die Stelle des typischen Kiemenectoderms gepflanzt wird.

Der negative Befund bei den Experimenten der Reihe 4 könnte damit im Einklang sein, daß nur das ursprüngliche Kiemenectoderm die kiemenbildende Potenz enthält. Bauchectoderm, wenn es nur weit genug von der Kiemenregion stammt, an die Stelle des Kiemenectoderms gepflanzt, bildet nie Kiemenfäden, obgleich doch hier die Einwirkung des Entoderms und aller sonstwo lokalisierten Faktoren auf dasselbe sich geltend machen könnte.

Es geht vom Entoderm u. ä. keine formative Reizwirkung aus, die imstande wäre, dieses Ectoderm zur Kiemenbildung zu veranlassen. Dasselbe kann man hier auch von den Kiemengefäßen sagen[1].

[1] Anmerkung (während der Korrektur). So weit reichen meine Befunde in dieser Arbeit. Sie sagen nur so viel aus, daß das betreffende fremde Kiemenectoderm keine Kiemenfäden bildet. Ob dies unterbleibt, weil von der Umgebung keine formativen Einwirkungen auf das ihr einverleibte Ectoderm ausgeübt werden oder weil letzteres solchen Einwirkungen nicht zu folgen vermag, bleibt eine offene Frage. — In einem Nachtrag zu dieser Arbeit werde ich die positive Lösung dieser Frage im letzteren Sinne geben, da es gelang, von anderen, der Kiemengegend benachbarten Stellen des Ectoderms, wenn sie an die Stelle des Kiemenectoderms gepflanzt wurden, Kiemenfäden u. a. zu erzielen. Auch in den Regenerationsversuchen in dieser Arbeit lieferte solches benachbartes Ectoderm Kiemen (S. 549).

3. Determination und Ausführung der späteren Entwicklung der Kiemenfäden.

Oben ist gezeigt, daß die Entwicklung der Kiemenfäden nur bis zu einem gewissen Stadium vom Ectoderm allein determiniert und ausgeführt wird. Es fragt sich noch, welche Faktoren für die spätere Ausführung des Entwicklungsvorganges nötig und ob mit dem Ectoderm noch andere Determinationsfaktoren tätig sind.

Die Richtung der Kiemenfäden, ihre Lage in Reihen und ihre Lage zu den ectodermalen Kiementaschen, ihre Beziehung zum Operculum und die Entstehung des Operculums selbst, auch die Wachstumsgeschwindigkeit, welche der vordersten Reihe den Vorsprung vor der zweiten, dieser vor der dritten usw. zuteilt, sind Erscheinungen, welche den dem Einfluß des typischen Entoderms entzogenen Kiemen genau so zukommen, wie den typischen; alles dies kann also vom Ectoderm aus reguliert werden. Auch dasjenige Mesoderm, welches typisch zu den Kiemenfäden gehört, ist hier durch atypisches ersetzt und übt folglich keinen formbildenden Einfluß aus.

Tatsache ist, daß die transplantierten Kiemenfäden, die ohne Circulation bleiben, früher als die typischen der Rückbildung verfallen. Dies geschieht bei *Bombinator* etwas früher als bei *Rana fusca* und *R. esculenta*. Selbst bei *Rana fusca* werden solche verpflanzte Kiemenfäden nicht voll entwickelt.

Wir haben es mit Organen zu tun, die sehr bald in Funktion treten; deshalb liegt der Gedanke nahe, daß die Rückbildung aus Mangel an Funktion oder ungenügender Funktion eingeleitet werden könnte. Es wäre also eine Inaktivitätsatrophie [1].

Bei *Rana fusca* und *Bombinator* wurden in der Tat die schönsten Resultate, also vollentwickelte Kiemenfäden, erzielt bei Transplantationen von gedrehtem Kiemenectoderm auf die Kiemengegend, wenn Circulation von den Kiemengefäßen aus, wenn auch von anderen als den zugehörigen, erzielt wurde. Die Gegenprobe, nämlich Verpflanzung eines ganzen Stückes des Kiemendarmes (Ectoderm + Mesoderm + Entoderm) in die Bauchwand von *Bombinator* ergab keine Circulation und frühe Rückbildung der Kiemenfäden. Daraus geht hervor, daß der Anstoß zur weiteren Differenzierung der schon

[1] Nach Roux' (1912, S. 297, 298) Einteilung der Entwicklungsperioden handelt es sich hier um seine 1. Periode, welche die Periode des afunktionellen Gestaltens genannt wird. Die blutgefäßlosen Kiemenanlagen können diese Periode der Entwicklung nicht überschreiten.

deutlichen Kiemenanlagen von den Blutgefäßen ausgeht. Denn das Entoderm ist in beiden Fällen typisches Kiemenentoderm, auch die Potenzen des Ectoderms sind die gleichen. Auch in der Kiemengegend selbst gehen bei den Drehungsversuchen Kiemenanlagen, die ohne Beziehungen zu den Blutgefäßen bleiben, bald zugrunde, während diejenigen mit Circulation gut gedeihen.

Aus meinen Experimenten geht also deutlich hervor, daß die Blutgefäße bei der Kiemenbildung einen unbedingt notwendigen Ausführungsfaktor bilden, aber es ergibt sich aus diesen ebenso klar, daß sie keinen Einfluß auf die Form der Kiemenfäden ausüben. In dieser Beziehung sind die Versuche bei *Rana fusca*, welche Art charakteristische große Kiemenfäden hat, einleuchtend (Fig. 41, 42, S. 503, 504). Obgleich hier die ectodermalen Kiemenanlagen des Spenders mit atypischen Kiemengefäßen des Empfängers zusammenkommen, wird die Form der Kiemenfäden nur vom Ectoderm aus bestimmt. Das einzige durch die Blutgefäße bedingte Atypische in der Entwicklung dieser Kiemen ist vielleicht das Wachstumstempo und die Größe der Kiemenfäden. In Fig. 41 ist nämlich die 3. Kiemenreihe des Spenders, die von dem 1. Kiemengefäß des Empfängers besorgt wird, ein wenig größer als die entsprechende Reihe auf der normalen Seite. Weil sie hier reichlicher und früher als in der typischen Entwicklung mit Blut versorgt wird, ist sie etwas größer geworden als sonst. Man kann hier von Aktivitätshypertrophie reden. Durch eine entgegengesetzte Erscheinung ist vielleicht das gehemmte Wachstum der 1. Kiemenreihe des Spenders in denselben Versuchen (Fig. 39, 42) zu erklären. Diese Reihe kommt in Verbindung mit mehr caudal liegenden Gefäßen (2. und 3.), die weniger kräftig sind als das erste, von dem sie in dem typischen Entwicklungsgang besorgt wird. Doch sind meine Fälle für eine sichere Lösung dieser Frage nicht zahlreich und klar genug.

Wie schon dargelegt, zeigen meine Experimente, daß das Entoderm bei der Kiemenbildung für das ectodermale Anlagematerial weder als determinierender noch auslösender Faktor nötig ist.

In dem typischen Entwicklungsgange wird wohl beobachtet, daß Entodermzellen unter das Kiemenectoderm vorgeschoben werden. Um diesen Vorgang zu erklären, hat Greil (1912, S. 364) kurz angedeutet, daß die Bildung der Schlundfalten und die spätere Verschiebung ihrer distalen Enden unter das Ectoderm hauptsächlich auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen sei. Er nimmt an, daß der Munddarm so stark in die Länge wächst, daß der Raum,

der ihm zu Verfügung steht, zu kurz und er folglich gezwungen wird, durch seitliche Ausbuchtungen (die Schlundfalten) sich zu verkürzen. Es wäre dies eine Erscheinung zu vergleichen mit der Zusammenpressung eines Rohres in seiner Längsrichtung von den beiden Enden aus. Die Zusammenpressung wäre nach GREIL so stark, daß noch die seitlichen Ausbuchtungen, die Schlundfalten, ihrerseits weit distalwärts in ihre Längsrichtung gepreßt werden. Dadurch werden sie gegen das laterale Ectoderm gepreßt und ihre distalen Enden schief unter dieses in oraler und caudaler Richtung verschoben. Das Entoderm würde das Ectoderm vor sich schieben und dadurch das Auswachsen der Kiemenfäden bedingen.

So einfach wie es GREIL annimmt, liegen hier die Verhältnisse nicht. Dies zeigen meine Experimente ganz deutlich. Würden wirklich die Schlundfalten durch eine mechanische Zusammenpressung des Munddarmes gebildet, dann könnte man nicht erklären, warum z. B. ein im I. Stadium gut ausgeführter operativer Ersatz des Kiemenectoderms durch indifferentes Ectoderm eine so starke Unterdrückung der Schlundfaltenbildung zur Folge hat. Raum zur Entfaltung der Seitenbuchten des Munddarmes fehlt in diesem Falle nicht. Andererseits beweisen wieder Versuche, wobei früh die ganze Mundhöhlenwand auf den Bauch transplantiert ist, daß die Schlundfalten ohne jeden seitlichen Druck sich ganz normal entfalten können. Die Bildung jeder Schlundfalte ist ein Selbstdifferenzierungsprozeß, der von jedem grobmechanischen Druck unabhängig erfolgt.

Die Bedeutung der unter das Kiemenectoderm vorgeschobenen Entodermzellen für die spätere Ausgestaltung der Kiemen exakt zu ermitteln, ist sehr schwer.

Durch die histologische Analyse kann man einige Zeit lang die entodermalen Zellen an ihrem Dotterreichtum gut erkennen und von den ectodermalen unterscheiden. Bei den Drehungsversuchen war oft zu sehen, daß entodermale Zellen am Aufbau der verpflanzten Kiemenfäden teilgenommen haben. Es handelte sich um Zellen, die von den Schlundfalten des Empfängers in die Kiemen des Spenders eingedrungen waren. Daß diese Entodermzellen aber für die Ausgestaltung der Kiemenfäden nicht unbedingt notwendig sind, ergibt sich daraus, daß bei *Bombinator* Kiemenfäden in Transplantaten, welche keine entodermalen Zellen enthalten, sich nicht von solchen mit Entodermzellen unterscheiden. Auch erstere haben gelegentlich Blutgefäße und Circulation.

Es bildeten sich bei Experimenten der Reihe 2 S. 554 bei *Bom-*

binator manchmal größere Kiemen, wenn die Entodermzellen nicht ganz entfernt wurden. Doch ist daraus nicht zu entnehmen, daß das Entoderm einen differenzierenden Einfluß hat. Es kann das Resultat darin begründet sein, daß der Eingriff schonender ist, falls nicht alles Entoderm weggenommen wurde. Ich meine damit nicht, daß die Isolierung des Ectoderms gegen das Entoderm einen schädigenden Einfluß derart bedeutet, denn wir wissen aus den Drehungen, daß dieser Eingriff ertragen wird. Bei den Drehungen kommt aber das Ectoderm in ein ihm adäquateres Milieu als bei Auskratzungen des ganzen Kiemenento- und Mesoderms und ähnlichen schweren Eingriffen. Wir können uns bei den Ergebnissen des Experimentes mit Sicherheit nur an die positiven Befunde halten. Das Ausbleiben von Bildungen wird meistens vieldeutig bleiben.

Bei den Regenerationsversuchen gilt auch dasselbe, was oben von der Bedeutung des Entoderms gesagt ist. Es ist zweifellos das regenerierte Kiemenectoderm nicht in dem Maß imstande Kiemenfäden zu bilden wie das ursprüngliche. Es bildet aber genügend, um seine Potenz zu erkennen. Diese hängt von der Lage zum Ganzen ab. Eine spezifische Wirkung des Entoderms könnte hier wohl vermutet werden, weil die Kiemenfäden sich nach der Lage der Schlundspalten und ihren Verbindungen mit dem Ectoderm richten. Doch könnte dies auch durch die Situation vom Ganzen aus gut reguliert sein. (Siehe S. 566 Anm. [1] und Nachtrag.)

C. Bildung offener Kiemenspalten.

1. Determination des Anlagematerials.

Für die Umgestaltungen des ganzen Kiemengebietes und somit indirekt auch für die Bildung der Kiemenfäden ist die Entstehung der Schlundspalten von der allergrößten Bedeutung. Wir haben es hier mit einem Vorgang zu tun, bei welchem eine Zusammenwirkung vom Ecto- und Entoderm stattfindet. Wie sich dieser Prozeß typisch abspielt, ist leicht direkt zu beobachten. Dadurch erfahren wir aber noch nicht, welche Rolle jedes Keimblatt für sich hat und unter welchen Bedingungen eine Spalte entstehen kann. In dieser Beziehung hat das Experiment manches aufgeklärt.

Es ist festgestellt, daß eine Schlundfalte, die nicht in Berührung mit dem Ectoderm kommt, wohl eine sehr tiefe und sogar mit Siebvorrichtungen versehene innere Kiementasche bildet, diese aber distal blind endet; ein Durchbruch findet an einer atypischen Stelle nie statt. Es werden im Kiemenectoderm, welches künstlich vom Entoderm ge-

trennt ist, äußere Kiementaschen angelegt; diese aber gehen dann sehr schnell zugrunde, ohne daß es zum Durchbruch des Ectoderms in den Darm kommt. Es ist also ohne weiteres klar, daß zur Bildung einer vollständigen Schlundspalte sowohl die ento- wie ectodermalen Anlagen immer notwendig sind. (Uber Ausnahmen vergl. S. 556 Anm. und Nachtrag).

Wie meine Untersuchungen lehren, werden diejenigen Stellen des Ectoderms, an welchen später der Durchbruch stattfindet, sehr früh, wenigstens vom I. Stadium an, determiniert. Charakteristischerweise findet dies ohne Mitwirkung des Entoderms statt. Schon bei der Untersuchung der normalen Entwicklung ist zu sehen, daß im Ectoderm eine nach innen gerichtete Leiste entsteht, bevor noch eine Berührung mit der Schlundfalte stattgefunden hat. Experimentell läßt sich diese Art Selbstdifferenzierung des Ectoderms auch gut feststellen. Ich habe in mehreren Fällen, wo das Kiemenectoderm im I. Stadium abgelöst war, in diesem, ohne daß es später zu einer Verbindung mit dem Entoderm gekommen ist, normale Taschenleisten gesehen. Kommen diese Leisten (die 1. ausgenommen) in Berührung mit irgendeiner beliebigen Schlundfalte (die 1. ausgenommen), dann ist die Möglichkeit vorhanden, daß eine offene Spalte entsteht.

Alle meine Drehungsversuche sprechen dafür, daß nur die vor der Operation im Ectoderm prädestinierten Taschenleisten bei der Bildung einer Schlundspalte in Betracht kommen können. Eine direkte dauernde Verbindung zwischen Ectoderm und einer Schlundfalte ist hier nur möglich, wenn diese auf eine prädestinierte Taschenleiste stößt.

2. Gegenseitige Beeinflussung des Ecto- und Entoderms.

Da weder die entodermale noch die ectodermale Tasche, wenn sie isoliert bleiben, durchbrechen können, dagegen offene Schlundspalten bilden, wenn sie in Berührung miteinander geraten, so fragt es sich, wo in diesem Falle der primäre Auslösungsfaktor für den Durchbruch sitzt. Es könnte der Anstoß vom Ectoderm ausgehen oder vom Entoderm oder von beiden.

Durch die Experimente läßt sich ermitteln, daß sowohl das Ecto- wie Entoderm als auslösender Faktor wirksam sein kann. Es ist dies am schönsten zu demonstrieren an den Drehungen bei *Bombinator*. Die 2. Visceralspalte bricht im typischen Entwicklungsgang nicht durch, sondern sowohl die ecto- wie entodermale Anlage bilden sich

zurück. Bei der experimentell erzielten Kombination 2—4′, bei welcher die normale zweite entodermale Schlundtasche des Empfängers mit der gedrehten vierten ectodermalen Kiementasche des Spenders zusammentrifft, öffnet sich jedoch diese Spalte in einem Falle, Versuchstier Nr. 179 (1911). In anderen Fällen, Versuchstiere Nr. 99 (1911), 182 (1911), 187 (1911), 200 (1911), 204 (1911), 200 (1912), in welchen ebenfalls eine Verbindung 2—4′ erzielt ist, wird die typische Reduction der entodermalen Schlundtasche beträchtlich verzögert, wenn auch keine offene Spalte entsteht.

In allen diesen Fällen, besonders aber beim Versuchstier Nr. 179 (1911) muß es sich um eine Tätigkeit des Ectoderms handeln, welches sich nicht nur selbst, wie zu erwarten ist, zu einer Spalte öffnet, sondern auch das Entoderm veranlaßt, eine solche zu bilden. Denn im Entoderm bildet sich in der typischen Entwicklung keine Spalte. Umgekehrt ist eine Einwirkung des Entoderms auf das Ectoderm bei der Kombination 4—2′ (3—2′) zu konstatieren, Versuchstiere Nr. 135 (1911), 198 (1911), 200 (1912), 179 (1911), d. h. wenn die 4. oder 3. entodermale Schlundtasche des Empfängers mit der 2. ectodermalen Kiemenleiste des Spenders in Berührung tritt. Auch dann bildet sich eine offene Spalte. Hier kann deshalb der Anstoß nur vom Entoderm ausgehen, weil die 2. ectodermale Leiste sich nie zu einer Spalte öffnet, während dies die 4. entodermale Tasche regelmäßig tut.

Man könnte den Einwand machen, daß in diesen Fällen keine auslösende Wirkung vorliegt, die von der einen der beiden Komponenten ausgeht, um die andere zu aktivem Bildungsgeschehen anzuregen, sondern daß die Öffnungsvorgänge in einer Komponente lediglich passiv die andere mitgestalten helfen. Man denke z. B. an Spannungen, welche durch das Auseinanderweichen der Zellen der einen Komponente entstehen; diese könnten sich auf die Zellen der anderen Komponente fortsetzen und auch sie so verlagern, daß in ihr eine Spalte entsteht. Es ist jedoch das Aussehen der Spalten in beiden Komponenten gar nicht dementsprechend. Bei grobmechanischen Einflüssen müßte man Risse von wechselnder Form erwarten. Statt dessen ist eine ganz regelmäßige Spalte zu beobachten, wie wenn es sich um eine typische Spalte handelte. Es kommen zwar Deformationen vor; diese betreffen aber mehr die Lage und Richtung der Spalte, der Kanal selbst hat nicht das Aussehen eines Risses, sondern ist typisch begrenzt. Es stimmt damit überein, daß auch bei der Kombination 2′—4 die Lage der Kiemenfäden zu der ecto-

dermalen Kiementasche typisch geordnet und nicht, wie durch einen zufälligen Riß, verändert ist. Es ist also kein Anzeichen einer grobmechanischen Einwirkung zu bemerken. Deshalb ist der Schluß gerechtfertigt, daß die ectodermale Komponente sowohl wie die entodermale bei sich selbst und bei ihrem Partner die Bildung der Spalte veranlassen kann, beide sind auslösende Faktoren.

3. Über experimentell erzeugten Atavismus bei der Kiemenspaltenbildung.

Es bleibt uns noch übrig zu erklären, wovon es abhängt, daß die beiden Komponenten der 2. Schlundspalte, die in der typischen Entwicklung nur angelegt werden, sich aber nicht öffnen, durch den Einfluß von anderen Komponenten, mit denen sie experimentell kombiniert werden, doch zur Bildung einer offenen Spalte veranlaßt werden können. Es ist wohl kaum daran zu zweifeln, daß auch die Vorfahren von *Bombinator*, ebenso wie es noch heute bei anderen Anuren der Fall ist, diese 2. Spalte besaßen. Sie ist also sekundär zurückgebildet, was ja auch aus der normalen Ontogenese deutlich hervorgeht. Auch z. B. bei *Rana*, *Bufo* und *Hyla*, wo diese Spalte existiert, ist sie im Vergleich mit den übrigen sehr eng und allem Anschein nach ziemlich bedeutungslos, ihre Wände besitzen ja keine Siebvorrichtungen.

Eine Ursache für diese, wahrscheinlich bei allen Anuren bestehende Tendenz, die 2. Schlundfalte zurückzubilden, liegt meines Erachtens in der Entwicklung der Opercularfalte. Da diese oral von der Mündung der Spalte entsteht und sich in caudaler Richtung verschiebt, wird sie einen Druck ausüben, welcher den distalen Teil dieser Spalte zusammenpreßt. Dadurch kann kein Wasserstrom durch diese Spalte gehen; sie wird für die Respiration bedeutungslos. Eine andere Ursache besteht vielleicht darin, daß der Raum zwischen dem Hyoid- und dem 1. Kiemenbogenknorpel, wo die Spalte liegt, durch die Entfaltung und Bewegung dieser Knorpel eingeengt wird.

Daß aber diese rein mechanischen Ursachen bei *Bombinator* schon während der früh stattfindenden Atrophie des distalen Teiles der 2. Schlundfalte stärker als bei anderen Anuren wirkten, davon ist nichts zu sehen. Deshalb können sie kaum die direkte Ursache davon sein, daß bei *Bombinator* die 2. Schlundfalte nicht durchbricht, wie es bei anderen nahe verwandten Arten geschieht. Die Ursachen dafür sind sicher mehr indirekter und komplizierter

Art. Man kann sich die Sache so denken, daß die Spalte während der Phylogenie, erst wenn sie ausgebildet war, verklebt worden ist und dadurch ihre Bedeutung verloren hat. Die Ursache dafür kann ja ein mechanischer Druck gewesen sein. Dann aber kommt diese Erscheinung schon in der früheren Entwicklung (ontogenetisch) zum Vorschein. Die betreffende Spalte bricht überhaupt nicht mehr durch; ihre erste Anlage wird zurückgebildet, ohne daß es sich hier um die primären, von außen auf die Zellen wirkenden Ursachen handelt.

In diesem Falle müssen wir also voraussetzen, daß der Faktor in den betreffenden Zellen selbst liegt. Über die Natur der Kräfte, die hier die Spaltenbildung verhindern, geben meine Experimente etwas Auskunft. Es zeigt sich nämlich, daß die alte Fähigkeit, die prospektive Potenz, eine Spalte zu bilden, anfänglich nicht ganz verloren ist. Warum sie aber in dem typischen Entwicklungsgang ohne jede Leistung früh verloren geht — dafür spricht ja die Atrophie der Schlundfalte — kann man so erklären, daß entweder ein Hemmungsfaktor vorliegt oder ein Auslösungsfaktor fehlt, oder schließlich, daß beide vorhanden sind, aber daß der eine nicht stark genug ist, um den anderen zu überwinden. Wirkt nun aber früh genug, unter günstigen Bedingungen, ein (künstlich zugeführter) starker auslösender Faktor auf diese Anlagen, dann werden sie entwicklungsfähig. Eine Entwicklungspotenz, die zwar in der typischen Ontogenie nicht zum Vorschein kommen kann, die aber während der Phylogenie wirksam gewesen ist, macht sich wieder geltend. Es handelt sich hier um einen Fall von experimentell erzeugtem Atavismus.

Daß die beiden Komponenten, die 2. ecto- und entodermale Tasche, in sich selbst wirklich eine prospektive Potenz besitzen müssen, geht aus dem vorigen Abschnitt (C 2.) hervor.

3. Vergleich meiner Resultate mit früheren experimentellen Untersuchungen an anderen Organen.

Die Art und Weise wie die Entwicklung des Kiemenectoderms nach meinen experimentellen Untersuchungen stattfindet, hat manche Analogie mit Erfahrungen, welche an anderen Teilen des Kopfectoderms gewonnen wurden. Es handelt sich um die Frage, inwiefern hier eine Selbstdifferenzierung eines Keimblattes vorliegt und inwiefern wieder eine Entwicklung desselben in Correlation zu anderen Geweben und den Entwicklungsvorgängen im ganzen Organismus vor sich geht. Daß die Frage nicht scharf auf ein aut-

aut gestellt werden darf, glaube ich, ist schon von früheren Experimentatoren klar genug gezeigt worden.

Wie meine Versuche lehren, kann die erste Entwicklung der Kiemen ausschließlich durch eine Selbstdifferenzierung des Ectoderms erfolgen. Später wird aber als Ausführungsfaktor das Kiemengefäß nötig, um fortgeschrittenere Entwicklungsstufen zu erreichen. Dieses ist bedingt durch die außerordentlich früh einsetzende Funktion der Kiemenfäden. Die Blutgefäße sind hierbei nicht zu entbehren. In dieser Beziehung sind die Kiemen nicht direkt zu vergleichen mit anderen Ectodermderivaten, bei welchen die Funktion ganz anderer Art ist. Hierzu gehören z. B. die Linse, das Hörbläschen, das Riechepithel und die Haftdrüse. Diese Organe entwickeln sich in typischer Weise sehr weit durch Selbstdifferenzierung des ectodermalen Anlagematerials. Es ist dies für das Riechepithel nachgewiesen u. a von Bell (1907, S. 475) und Spemann (1912a, S. 95), für das Hörbläschen von Spemann (1910, S. 456), für die Haftdrüse von Spemann (1912a, S. 70). Für die Linse betrifft dies für die jetzt untersuchten Arten allerdings nur *Rana esculenta*, wie Spemann[1] (1912a, S. 50) nachgewiesen hat.

Bei allen anderen untersuchten Amphibien vollzieht sich die Linsenentwicklung etwas anders, indem hier ein correlativer Vorgang stattfindet. Eine Beeinflussung durch den sekundären Augenbecher ist nötig, um das typische ectodermale Anlagematerial zur Entwicklung zu bringen. Von Spemann (1912a, S. 72) ist nachgewiesen, und ich kann es aus mehreren eigenen Fällen vollständig bestätigen, daß bei *Bombinator* schon wenige Augenbecherzellen auf die Linsenbildung einen großen Einfluß ausüben. Wird das Ectoderm mit der unentwickelten Linsenanlage von der Augenblase getrennt, so entsteht daraus nie eine Linse, höchstens eine Andeutung derselben, mag man die Trennung auch erst, nachdem eine längere Berührung zwischen den beiden Teilen stattgefunden hat, unternehmen. Bleiben dagegen auch nur vereinzelte Augenbecherzellen in Berührung mit dieser Anlage, so entwickelt sich eine Linse, die unter Umständen fast normal werden kann. Hier ist also nicht nur eine Auslösung, sondern auch eine dauernde Beeinflussung nötig, um das Anlagematerial zur Entwicklung zu bringen. Auch bei *Rana palustris* und *sylvatica* ist nach Untersuchungen von Lewis (siehe Spemann S. 49)

[1] Ich begnüge mich, hier die außerordentlich umfassende Literatur über die Linsenfrage nur nach Spemann (1912a) zu zitieren.

und bei *Amblystoma punctatum* nach Le Cron die Entwicklung der Linsenanlage total vom Augenbecher oder wenigstens von Teilen desselben abhängig.

Zu den ectodermalen Organen, die durch Selbstdifferenzierung entstehen, gehört nach Harrison (1904, S. 139) der Seitenlinienkanal der Amphibien.

Auch die Opercularfalte entsteht, wie ich schon früher (1912, S. 586) mitgeteilt habe, durch Selbstdifferenzierung des Ectoderms. Über die Entstehung des Spiraculums ist durch Spemann (1906, S. 200) und Pressler (1911, S. 11) eine theoretisch sehr interessante Tatsache festgestellt. Bei *Rana esculenta* ist zusammen mit situs inversus viscerum auch eine inverse Lage des Spiraculums erzielt. Wie diese durch die Umstimmung des Anlagematerials bedingte Bildung zustande kommt, darüber sind wir noch völlig unaufgeklärt.

Soviel ich die Ergebnisse meiner Experimente deuten kann, entwickeln sich sowohl die Kiemenfäden, wie die äußeren Kiementaschen immer nur aus Anlagematerial, welches schon vor der Operation genau spezifiziert war. Nirgends finde ich hier für diese Organe einen sicheren Beweis dafür, daß fertiges, indifferentes Ectoderm, künstlich in eine veränderte Umgebung versetzt, von dieser beträchtlich beeinflußt wäre und dadurch neue positive Eigenschaften bekommen hätte[1].

Eine wichtige Beschränkung müssen wir hier zuerst ins Auge fassen. Es handelt sich bei allen meinen Versuchen um Embryonen, die wenigstens in mein I. Stadium eingetreten waren, also Keime mit deutlichen Medullarwülsten. Wie Operationen an noch jüngeren Stadien, wenn dies technisch möglich wäre, ausfallen werden, darüber wissen wir mit Sicherheit nichts. So viele Kontroversen auch noch bestehen, so geht doch aus zahlreichen analogen Versuchen hervor, daß je frühere Stadien wir untersuchen, um so größere Aussichten vorhanden sind, jede Zelle durch veränderte Lebensbedingungen zu beeinflussen.

In diesem Falle müssen wir uns damit begnügen, festzustellen, daß von meinem I. Ausgangsstadium an eine Beeinflussung indifferenter Zellen nicht stattfindet. Daß es so ist, wirkt eigentlich überraschend. Man hätte wohl nach analogen Fällen, z. B. der Linsenentwicklung, erwarten müssen, daß auch Kiemen aus indifferentem Ectoderm durch Beeinflussung der anderen mitbeteiligten

[1] Vergl. jedoch S. 556 Anm. [1] und den Nachtrag.

Komponenten entstehen können. Betrachtet man die Sache morphologisch, so sind diese Organe im Vergleich mit der Linse sehr einfache Bildungen. Für das Tier selbst haben sie auch anfangs physiologisch eine viel größere Bedeutung als die Linse[1].

Es ist von Spemann (1912a, S. 88) für *Bombinator* und von Lewis und King für *Rana palustris* und *sylvatica* nachgewiesen, daß unter dem Einfluß der Augenblase bei Entwicklungsstadien, die nicht jünger sind als meine Versuchstiere, aus indifferentem Ectoderm eine normale Linse entstehen kann. Aus eigenen noch nicht veröffentlichten Untersuchungen kann ich dasselbe auch bei *Hyla arborea* bestätigen. Bei anderen Anuren haben ähnliche Versuche keinen positiven Erfolg gehabt. Eine Beschränkung kommt hier in Betracht, indem nicht jeder beliebige Teil des Ectoderms unter dem Einfluß der Augenblase eine Linse bildet. Bei *Bombinator* geschieht dies nur beim Kopfectoderm, bei den beiden amerikanischen *Rana*-Arten und *Hyla* dagegen scheint die Haut in größerer Ausdehnung zur Linsenbildung unter dem Einfluß des Augenbechers befähigt zu sein.

Ein der Linsenbildung aus indifferentem Ectoderm analoger Vorgang spielt sich ab, wie meine noch unveröffentlichten Untersuchungen zeigen, wenn über die Extremitätenanlage bei *Bombinator* indifferentes Ectoderm transplantiert wird. Auch hier wird das fremde Ectoderm durch die veränderte Umgebung stark beeinflußt.

4. Zur Homologie der Anamnierkiemen.

Zur Frage nach der Homologie der Anamnierkiemen möchte ich hier noch ganz kurz Stellung nehmen. Diese Frage haben u. a. Goette (1875, 1901), Boas (1882), Dohrn (1884), Maurer (1888b), Clemens (1895), Gegenbaur (1901), Moroff (1904), Kerr (1905), Greil (1905b, 1906a) und Marcus (1908) eingehend diskutiert und sind dabei teilweise zu verschiedenen Anschauungen gelangt.

Den Begriff homolog faßt O. Hertwig (1906, S. 151) folgendermaßen kurz zusammen: »Organe, die in Bau und Zusammensetzung, in der Lage und Anordnung und Beziehung zu anderen Nachbarschaftorganen bis zu einem bestimmten Grade übereinstimmen, daher gewöhnlich auch die gleiche Funktion und Verwendung im Organismus darbieten, bezeichnet der vergleichende Anatom als einander homolog. Als wichtiges Merkmal für die genauere Fest-

[1] Vergl. jedoch S. 556 Anm. [1] und Nachtrag.

stellung des Begriffes hat später der Embryolog noch eine Übereinstimmung in ihrer Entwicklungsweise hinzugefügt.«

Hier wird nur die embryologische Beweisführung in Betracht gezogen.

Es handelt sich zuerst um die Frage nach der Herkunft des Kiemenepithels. In großen Zügen gehen hier die Ansichten in drei Richtungen auseinander (vorläufig wird von den Cyclostomen abgesehen). Nach der einen Richtung (u. a. Boas, Maurer, Gegenbaur) bestehen bei den Fischen entodermale (Darm-)Kiemen, bei den Amphibien ectodermale, also mit den ersteren nicht homologe (Haut-) Kiemen, nach der zweiten Richtung (Greil) bei allen Anamniern homologe entodermale (nur durch eine belanglose Ectodermschicht bedeckte) Kiemen und nach der dritten Richtung (u. a. Marcus) bei allen homologe ectodermale Kiemen.

So viel steht nach den neueren Untersuchungen (Goette, 1901, Moroff 1904, Greil 1906 a, Marcus 1908) fest, daß bei allen Formen das Ectoderm wirklich mitbeteiligt ist. Es frägt sich nur, inwiefern die anderen mitbeteiligten Keimblätter, das Mesoderm und Entoderm (Greil), hierbei eine Rolle spielen.

Der Anteil des Mesoderms als Baumaterial bei der Kiemenbildung ist ohne weiteres klar. Jede typische Kieme ist in ihrem Inneren durch ein Blutgefäß gefüllt. Hierzu kann sich noch etwas lockeres Mesenchym gesellen. Dagegen ist der Anteil des Ento- und Ectoderms als Baumaterial bei der Bildung des Kiemenepithels nicht ohne weiteres klar. Daß das Epithel nicht in allen Fällen schlechthin aus rein ectodermalem Material gebildet ist, hat zuerst Greil nachgewiesen. Es bleibt uns deshalb übrig zu prüfen, ob das Entoderm und Ectoderm immer, wie Greil es meint, in gleichem Maß als Baumaterial beteiligt sind. Ist dies der Fall, dann sind in dieser Beziehung alle Kiemen als einander homolog zu bezeichnen. Dadurch ist noch nicht gesagt, ob die Kiemen als ectodermal oder entodermal oder ecto-entodermal zu bezeichnen sind.

Ist aber festgestellt, daß das Entoderm und das Ectoderm in verschiedenem Maße bei verschiedenen Formen als Baumaterial verwendet werden, dann kann natürlich in dieser Beziehung eine strenge Homologie nicht aufrecht erhalten werden.

Es ist sicher festgestellt, z. B. durch Kerr (1905) bei Dipnoerlarven, durch Marcus (1908) bei Gymnophionen und durch meine Untersuchungen bei *Rana fusca*, daß rein (oder fast rein) ectodermale Kiemen wirklich vorkommen, aber ebenso sicher nimmt in

anderen Fällen auch das Entoderm einen Anteil an der Kiemenbildung. Deshalb kann man nicht aus der histologischen Analyse der typischen Entwicklung der bisher untersuchten Formen den Schluß ziehen, daß das Baumaterial bei allen Arten dasselbe ist, und alle Kiemen als homolog bezeichnen.

Um aber hier weiter zu kommen, müssen wir die Aufgabe der Keimblätter bei der Kiemenbildung auch nach anderer Richtung hin untersuchen. Es fragt sich, ob die beiden Komponenten, das Ecto- und Entoderm, welche bei der Kiemenbildung als Baumaterial beteiligt sind, wirklich auch dieselbe Bedeutung haben. Wir müssen hier Gewebe nicht nur ihrer Quantität, sondern auch ihrer Qualität nach miteinander vergleichen. Für einen nicht experimentell arbeitenden Morphologen ist dies eine Aufgabe, die er schwer, wenn überhaupt, exakt lösen kann. Es werden trotzdem diesbezügliche Fragen aufgestellt und ohne Experimente beantwortet. So hat gerade Greil (1906a, S. 260) aus seinen Untersuchungen den Schluß gezogen, daß das Ectoderm, obgleich wohl bei der Kiemenbildung beteiligt, doch morphologisch bedeutungslos ist. Zu dieser Anschauung gelangt er durch die Beobachtung, daß das Ectoderm allmählich quantitativ (durch die Verdrängung der Sinnesschicht) abnimmt, während das Entoderm kurze Zeit anscheinend dominiert. Das Entoderm allein ist nach Greil der determinierende, formbestimmende Faktor und die Kiemen somit entodermale Bildungen.

Nach Greil ist nicht nur der determinierende Faktor gleich, sondern auch das Baumaterial bei der Kiemenbildung immer dasselbe; folglich wären alle Kiemen homolog. Nun fragt sich aber, können auch Kiemen, welche zum Teil aus verschiedenem Material entstehen, aber sonst durch denselben Faktor determiniert sind, deshalb als homolog bezeichnet werden? Eine solche Frage liegt nahe, wenn man an die — allerdings unbegründete — Annahme Dohrns (1884) und Moroffs (1904) denkt, daß möglicherweise das Blutgefäß allein bei der Kiemenbildung der determinierende Faktor sei, unabhängig davon, ob Ecto- oder Entoderm als epithelialer Belag für die Kiemenfäden in Betracht kommen. Verneinen wir die obige Frage, dann besteht nur der Ausweg, aus der Beteiligung der Keimblätter als Baumaterial die ontogenetischen Beweise für die Homologiefrage zu suchen. Die bis jetzt bekannten Befunde sprechen in diesem Falle für keine strenge Homologie; es gibt Kiemen, die nur aus Ectoderm gebildet sind, und solche, die sowohl aus Ecto- wie Entoderm zusammen entstehen. Hier muß jeder Fall für sich analysiert werden.

Bejahen wir aber die obige Frage, dann haben wir zu untersuchen, ob der determinierende Faktor wirklich immer derselbe ist. Eine solche Untersuchung ist nur experimentell durchzuführen.

Soweit ich nach meinen Untersuchungen urteilen darf, kann bei den Anuren das Ectoderm bei der Kiemenbildung der einzige determinierende Faktor sein. Die Kiemen könnten deshalb in diesem Sinne als ectodermal und homolog bezeichnet werden. Das Blutgefäß ist dabei nur ein Ausführungsfaktor. Ob allerdings das Ectoderm immer der einzige determinierende Faktor ist, ist ungewiß (vgl. S. 556 Anm. und Nachtrag).

Wie die Cyclostomenkiemen, die angeblich rein entodermal sind, mit den ectodermalen Kiemen der übrigen Anamnier zu homologisieren sind, ist eine Frage, die wohl noch nicht endgültig gelöst ist. Da mir hier eigene Untersuchungen fehlen, will ich darauf nicht näher eingehen, sondern verweise auf die ausführlichen diesbezüglichen Diskussionen von Moroff (1904, S. 209) und Marcus (1908, S. 761).

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Zum Schluß möchte ich eine kurze Zusammenfassung der Resultate meiner Untersuchungen geben:

A. Aus dem deskriptiven Teil:

1. *Rana fusca* und *Bufo vulgaris* besitzen auf den drei ersten Kiemenbogen sog. äußere, »hinfällige« Kiemen, *Rana esculenta* und *Hyla arborea* nur auf den zwei ersten. *Bombinator* hat nur sog. innere, »bleibende« Kiemen. Von diesen entwickelt sich die orale Reihe auf den drei ersten Bogen anfangs wie die äußeren Kiemen der anderen Arten. Die älteren Larven aller untersuchten Arten haben auf den drei ersten Bogen zwei Reihen, auf dem vierten Bogen eine Reihe reichverzweigte, innere, »bleibende« Kiemen.

2. Die Kiemenentwicklung vollzieht sich, soweit man sie durch histologische Analyse verfolgen kann, nach zwei Typen, die jedoch durch Zwischenformen verbunden sind. Bei dem einen wachsen die Kiemenfäden direkt aus dem hohlen Kiemenwulst heraus, bei dem anderen stellt die Kiemenanlage anfangs eine mehr oder weniger solide Epithelknospe dar. Nach dem ersten Typus bilden sich alle äußeren »hinfälligen« Kiemen und bei *Bombinator* die oralen Reihen der inneren Kiemen, nach dem zweiten Typus entstehen alle übrigen inneren »bleibenden« Kiemen. Den extremsten Fall des zweiten Typus bildet die 4. Kiemenreihe.

3. Alle Kiemenanlagen sind von Ectoderm bekleidet. Bei der 2.—5. Schlundfalte schieben sich entodermale Zellen unter dieses Ectoderm, welches dadurch auf seiner Innenseite durch eine sehr wechselnde Entodermschicht ausgekleidet wird. In den äußeren Kiemen bei *Rana* und *Bufo* kommt diese Entodermschicht nur ganz proximal zum Vorschein, bei *Hyla* dringt sie schon etwas tiefer in die Kiemenfäden hinein. Bei *Bombinator* liegt sie überall unter dem Ectoderm in den zuerst angelegten Kiemen (orale Reihe) und bleibt in diesen, die Kiemenspitzen ausgenommen, länger erhalten als die ectodermale Sinnesschicht. Sehr bald verschwindet auch die Entodermschicht und es bleibt anscheinend nur die Deckschicht als Epithel übrig. Diese differenziert sich durch lebhafte Zellteilungen weiter, so daß die anfangs unverzweigten Kiemenfäden (Typus »äußere Kieme«) büschelförmig werden (Typus »innere Kieme«).

4. Alle diejenigen Kiemenanlagen, welche anfangs mehr oder weniger solide Epithelknospen darstellen, enthalten auch entodermale Zellen. Eine genauere Verfolgung des Schicksals dieser Zellen in den sehr langsam wachsenden Anlagen ist nicht möglich, da sie bald von den ectodermalen Zellen nicht mehr zu unterscheiden sind.

5. Bei *Triton alpestris* liegt in den Kiemenanlagen unter dem Ectoderm eine dünne Entodermschicht, die von den distalen Zellen der Schlundfalten gebildet wird.

B. Aus dem experimentellen Teil.

1. Wird das gesamte Kiemenectoderm abpräpariert im Stadium I—III, so ist das regenerierte Ectoderm bei *Bombinator* imstande, sämtliche Kiemenfäden zu bilden, bei *Rana fusca* nur die sog. inneren, nicht aber die äußeren Kiemenfäden.

2. Wird vom Stadium I an das Kiemenectoderm durch entfernt liegendes ortsfremdes Ectoderm ersetzt, so unterbleibt jede Kiemenbildung[1].

3. Das Anlagematerial der ersten Kiemen und der äußeren Kiementaschen ist schon im Stadium I im Ectoderm genau spezifiziert. Das Entoderm spielt keine Rolle bei der Bestimmung darüber, an welchen Stellen in diesem Ectoderm Kiemenanlagen sich bilden.

4. Das ectodermale Anlagematerial der Kiemen besitzt vom I. Stadium an eine gewisse Selbstdifferenzierungsfähigkeit. Diese ist

[1] Vergl. jedoch S. 556 Anm. und Nachtrag.

am größten bei *Rana fusca*, dann folgen *Rana esculenta* (*Bufo?*), *Bombinator* und *Hyla*. Es können rein ectodermale Kiemen gebildet werden. Der Auslösungsfaktor für die Kiemenbildung kann allein im Ectoderm liegen. Dies ist allerdings nur für die zuerst angelegten Kiemenfäden nachgewiesc

5. Die Deckschicht des Ectoderms ist bei *Rana esculenta* anfangs für die Kiemenbildung insofern belanglos, als die Sinnesschicht allein die typische Kiemenbildung determiniert.

6. Kiemen, die aus verlagertem Ectoderm zusammen mit atypischem Entoderm entstehen, richten sich betreffs ihrer Lage, Form und Größe vollständig nach dem Ectoderm. Das Entoderm wird hier nur als passives Baumaterial benutzt.

7. Aus dem Anlagematerial der äußeren Kiementaschen entsteht durch Selbstdifferenzierung eine nach innen gerichtete Leiste, die aber bald zugrunde geht, falls das Ectoderm aus der typischen Beziehung zu seinem Milieu gelöst ist.

8. Die Entwicklung der Schlundfalten vollzieht sich unabhängig vom Ectoderm so weit, daß eine tiefe innere Kiementasche entsteht, an deren Wänden sich die Siebfortsätze differenzieren.

9. Eine offene Kiemenspalte entsteht dann, wenn eine Schlundtasche und eine ectodermale Tasche sich berühren. Mit Ausnahme der ersten Tasche kann die Kombination beliebig sein (*Bombinator*).

10. Bei *Bombinator* kann sowohl die 2. Schlundtasche, wie auch die 2. ectodermale Kiementasche, die in dem typischen Entwicklungsgang nicht durchbrechen, wenn sie mit anderen durchbrechenden Taschen vereinigt werden, durch diese zum Durchbruch veranlaßt werden.

11. Sowohl die ecto- wie entodermale Tasche kommen bei der Bildung einer Schlundspalte als auslösender Faktor in Betracht.

12. Das Kiemengefäß ist für die spätere Entwicklung der Kiemen ein unentbehrlicher Ausführungsfaktor.

Literaturverzeichnis.

1906. Barfurth, D. Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen, in: O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre. Bd. III. Teil III. 1906.

1907. Bell, E. T. Some experiments on the development and regeneration of the eye and the nasal organ in Frog embryos, in: Archiv Entw.-Mech. Bd. 23.

1895. Bietrix, E. Etude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du système circulatione, à propos du réseau branchial des Poissons Thèse méd. de Paris, 1895. (Zitiert nach Oppel. 1905.)

1882. Boas, J. E. W. Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien, in: Morpholog. Jahrb. Bd. VIII.

1896. Born, G. Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven, in: Archiv Entw.-Mech. Bd. IV.

1905. Braus, H. Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven, in: Anat. Anz. Bd. XXVI. 1905.

1906a. —— Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig? Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Haiembryonen, in: Morpholog. Jahrb. Bd. XXXV. (Exp. Beiträge z. Morph. Heft 1.)

1906b. —— Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Correlation und Regulation, in: Morpholog. Jahrb. Bd. XXXV.

1906c. —— Über das biochemische Verhalten von Amphibienlarven, in: Archiv Entw.-Mech. Bd. XXII.

1909. —— Gliedmaßenpfropfung und Grundfragen der Skeletbildung, in: Morpholog. Jahrb. Bd. XXXIX. (Exp. Beitr. z. Morph. Heft 3.)

1911. —— Die Entstehung der Nervenbahnen, in: Verhandl. der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte in Karlsruhe 1911.

1895. Clemens. Die äußeren Kiemen der Wirbelthiere, in: Anat. Hefte. Abt. I. Bd. V.

1899. Corning, H. K. Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren, in: Morpholog. Jahrb. Bd. XXVII.

1884. Dohrn, A. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier, in: Mitteil. d. Zoolog. Stat. Neapel. Bd. V.

1909. Driesch, H. Die Entwickelungsphysiologie 1905—1908, in: Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. (Merkel, Bonnet). Bd. XVII. 1907.

1909. Ekman, G. Über einen Fall von Rückbildung der letzten Kiemenspalte bei Squalus acanthias L, in: Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Afd. A. No. 9.

1912. —— Die Entstehung des Peribranchialraumes und seine Beziehungen zur Extremitätenanlage bei Bombinator, in: Anat. Anzeiger. Bd. XL.

1904. Gaupp, E. Anatomie des Frosches. Braunschweig. 1904.

1901. Gegenbaur, C. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig. 1901.

1875. Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875.

1888. Goette, A. Über die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis, in: Zoolog. Anz. Jahrg. XI.
1901. —— Über die Kiemen der Fische, in: Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. LXIX.
1904. —— Über den Ursprung der Lungen, in: Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XXI.
1904. Greil, A. Über die sechsten Schlundfalten der Amphibien und deren Beziehungen zu den postbranchialen (suprapericardialen) Körpern, in: Anat. Anz. Ergänzungsband. 1904.
1905a. —— Bemerkungen zur Frage nach dem Ursprunge der Lungen, in: Anat. Anz. Bd. XXVI. 1905.
1905b. —— Über die Anlage der Lungen sowie der ultimobranchialen Körper bei anuren Amphibien, in: Anat. Hefte. Bd. XXIX.
1906a. —— Über die Homologie der Anamnierkiemen, in: Anat. Anz. Bd. XXVIII. 1906.
1906b. Greil, A. Über die Entstehung der Kiemenderivate von Ceratodus F., in: Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1906.
1908. —— Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von Ceratodus forsteri. Erster Teil: Gesamtentwicklung bis zum Beginn der Blutzirkulation, in: Semons Zoologische Forschungsreisen. Bd. I. Lieferung VI. 1908.
1912. —— Über allgemeine Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems, in: Zoolog. Jahrb. 1912.
1904. Harrison, R. G. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien, in: Archiv f. Mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXIII. 1904.
1908. —— Embryonic Transplantation and Development of the Nervous System, in: The Anatomical Record. Vol. II. No. 9. 1908.
1894. Hertwig, O. Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Entwicklung des Froscheies, in: Sitzungsberichte der Akademie zu Berlin. 1894.
1906. —— Über die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie, in: O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. Bd. III. Teil III. 1906.
1901. Herbst, K. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung. Leipzig. 1901.
1906. Kammerer, P. Experimentelle Veränderungen der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea), in: Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXII.
1905. Kerr, J. G. The Embryology of certain of the Lower Fishes, and its Bearing upon Vertebratae Morphology, in: Proc. R. Physic. Soc. Edinburg. Session 1905–06. Vol. XVI. No. 5.
1911. Makuschok, M. Zur Frage über die phylogenetische Entwicklung der Lungen, in: Anat. Anz. Bd. XXXIX.
1912. —— ibid. in: Anat. Anz. Bd. XLII.
1908. Marcus, H. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. I. Über das Schlundspaltengebiet, in: Archiv f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXXI. 1908.
1888a. Maurer, F. Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, in: Morpholog. Jahrb. Bd. XIII. 1888.

1888b. Maurer, F. Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern, in: Morpholog. Jahrb. Bd. XIV. 1888.
1906. —— Die Entwicklung des Darmsystems, in: O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte. II. Bd. I. Teil.
1902. Moroff, Th. Über die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen, in Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. LX. 1902.
1904. —— Über die Entwicklung der Kiemen bei Fischen, in: Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. LXIV. 1904.
1890. Naue, H. Über Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarven, in: Zeitschrift für Naturwissenschaften. Halle. Bd. LXIII. 1890.
1906. Neumayer, L. Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, in: O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungsgeschichte. II. Bd. III. Teil.
1904. Oppel, A. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (Merkel und Bonnet). Bd. XIV. 1904.
1905. —— Lehrbuch der vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Teil VI. 1905.
1912. Pressler, K. Beobachtungen und Versuche über den normalen und inversen Situs viscerum et cordis bei Anurenlarven, in: Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XXXII. 1912.
1832. Rathke, H. Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga und Dorpat. 1832.
1905. Roux, W. Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen. Heft I. Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig. 1905.
1912. —— Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen.
1888. Schulze, F. E. Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitteilung, in: Abh. d. Berliner Akad. d. W. 1888.
1894. Schulze, O. Über die Einwirkung niederer Temperaturen auf die Entwicklung des Frosches, in: Anat. Anz. Bd. X. 1894.
1898. Spemann, H. Über die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und das Kopfskelet von Rana temporaria, in: Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XI.
1906. —— Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation, in: Verhandl. deutsch. Zoolog. Gesellsch. Marburg. 1906.
1907. —— Zum Problem der Correlation in der tierischen Entwicklung, in: Verhandl. deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1907.
1910. —— Die Entwicklung des invertierten Hörgrübchens zum Labyrinth. Ein kritischer Beitrag zur Strukturlehre der Organanlagen, in: Archiv Entw.-Mech. Bd. XXX. (Festschrift f. W. Roux, Teil II.)
1912a. —— Zur Entwicklung des Wirbeltierauges, in: Zool. Jahrb. Bd. 32. Abtlg. f. allg. Zool. u. Physiol.
1912b. —— Über die Entwicklung umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen, in: Zool. Jahrb. Supplement XV. Bd. III.
1904. Spengel, J. W. Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere, in: Festschrift f. Weismann, Zool. Jahrb. Supplement VII. 1904.
1909. Wiedersheim, R. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena. 1909.

Über die Entstehung von Kiemenfäden und Kiemenspalten aus transplantiertem, ortsfremdem Ectoderm bei Bombinator.

Nachtrag zu meiner Arbeit: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion (Kiemenfäden und Kiemenspalten) einiger anuren Amphibien.

1. Vorbemerkungen.

Meine Arbeit über die Kiemenentwicklung, zu welcher ich hier einen Nachtrag bringe, war Ende Mai 1913 bereits abgeschlossen, und das Drucken des Manuskriptes sollte anfangen, als ich zu meiner großen Überraschung Ende Juni d. J. bei Experimenten an *Bombinator*, die anders ausgeführt wurden und andere Zwecke verfolgten als die früheren, eine Entdeckung machte, die für die Kiemenbildungsfrage ganz neue Gesichtspunkte lieferte. Es war nicht möglich, diese Entdeckung ohne jede Erörterung in jener Arbeit zu lassen, da sie sehr eng mit den dort besprochenen Untersuchungen in Berührung steht und sie in mancher Hinsicht ergänzt.

Gleichzeitig stellte sich heraus, daß eine von mir früher aus negativen Befunden gemachte theoretische Schlußfolgerung unrichtig ist.

Da aber eine größere Umarbeitung der abgeschlossenen Arbeit nicht mehr möglich war, sah ich mich genötigt, die neuen Tatsachen in Form eines kurzen Nachtrags erscheinen zu lassen. Bei der Korrektur der Hauptarbeit war ich bemüht, so viel es noch möglich war, auf die Ergebnisse in diesem Nachtrag Rücksicht zu nehmen. Bei meinen Lesern möchte ich mich entschuldigen, daß die einheitliche Disposition meiner Arbeit durch diesen Nachtrag etwas gestört wird. Es ist mir aber in diesem Fall gegangen wie vielen vor mir; ich habe nicht voraussetzen können, daß die Natur so mannigfache Auswege hat.

Meine früher erwähnten Experimente, wenn wir von den schwer zu deutenden Regenerationsversuchen absehen, haben mir überall den Beweis geliefert, daß die Kiemenbildung ausschließlich vom Ectoderm determiniert werden kann. Deshalb habe ich auch in meiner Hauptarbeit hauptsächlich die Potenzen des Ectoderms zu analysieren

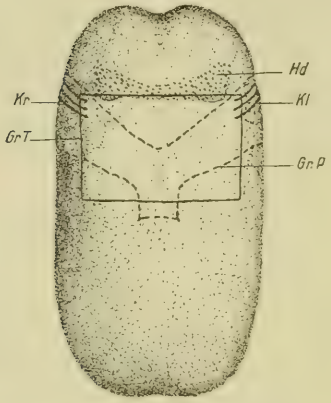
versucht. In allen den zahlreichen Fällen, wo an die Stelle des ursprünglichen kiemenbildenden Ectoderms ortsfremdes Ectoderm, sei es vom Kopf oder vom Rumpf, transplantiert wurde, entstanden bei meinen früheren Versuchen nie Kiemenfäden oder Kiemenspalten. Daraus hatte ich vorläufig den Schluß gezogen, daß fremdes Ectoderm weder durch direkte Beeinflussung seitens des Entoderms noch der Blutgefäße — an diese Organe müssen wir wohl hier an erster Stelle denken — zur Kiemenbildung veranlaßt werden könne. Bei den Versuchsanordnungen in den früheren Fällen hatte ich in dieser Beziehung jedoch nicht alle Teile des Ectoderms geprüft. Ununtersucht blieb nämlich gerade das dicht caudal und ventral von den Kiemen liegende Gebiet.

Bei meinen Drehungsversuchen wurde wohl in verschiedenen Fällen ein Teil dieses Ectoderms mitgenommen. Dieser geriet aber dann bei der Drehung (s. Fig. 35, S. 490) an eine Stelle oral von der 2. Schlundfalte, also in ein Gebiet, wo auch typisch keine Kiemen entstehen. Bei meinen früheren Versuchen mit Rumpfectoderm habe ich immer das betreffende Stück mehr caudal genommen, aber meines Wissens nie das in Fig. 79 bezeichnete, oder das über der Vorniere liegende Stück (Fig. 85) gebraucht.

Ich war nach Abschluß meiner Kiemenarbeit bemüht, die Beziehungen zwischen der Extremitätenanlage und ortsfremdem Ectoderm zu untersuchen. Um dabei sicher zu sein, daß die Extremität, die man zur Zeit der Operation nicht sieht, wirklich von dem Transplantat bedeckt wird, habe ich dieses möglichst groß genommen. Dabei wurde auch das Kiemenectoderm des Empfängers entfernt und durch das Transplantat vom Spender ersetzt. Es ist nicht in allen Fällen später möglich, die Grenzen des Transplantats sicher zu erkennen, wenn es, wie es bei meinen früheren Versuchen immer der Fall war, vom Rumpf des Spenders stammt; denn es verschmilzt mit dem Ectoderm des Empfängers vollständig, so daß keine Grenzen sichtbar sind. Um deshalb einen absolut sicheren Anhaltspunkt zu finden, bin ich in diesem Sommer auf den sehr einfachen Gedanken gekommen, die schon bei den Drehungsversuchen gebrauchten Haftdrüsen als Marken zu benutzen. Zuerst versuchte ich, weil ich immer die linke Seite des Empfängers benutzte, das rechtsseitige Kopfectoderm zu verwenden, und zwar schnitt ich es so zu, daß ein Teil der Haftdrüse mitgenommen wurde. Ich fand es aber für meine Zwecke weniger günstig infolge der ausgeprägten Selbstdifferenzierungspotenz desselben. Deshalb bin ich zuletzt dazu gekommen, dasjenige Ecto-

dermstück, welches caudal von den Haftdrüsen, also in der Herzgegend liegt, zu verwenden. Ich nenne es kurz »Herzectoderm«, weil es auf der Herzanlage liegt. Diese Stelle ist in Fig. 79 umgrenzt. Schon meine ersten Versuche mit diesem Ectoderm — es waren deren drei — gaben sämtlich ein eindeutiges Resultat. Es entstanden, wenn auch anfangs in etwas atypischer Weise, aus diesem Ectoderm für den Empfänger typisch angeordnete Kiemen und ein typischer Peribranchialraum.

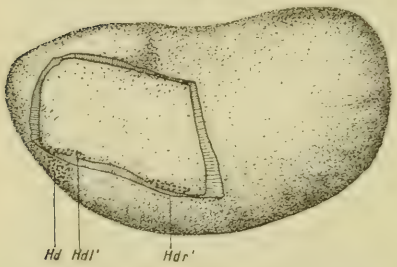
Fig. 79.



Bombinator-Larve (Spender) im I. Stadium in ventraler Ansicht. *Hd* Anlage der Haftdrüse; *GrP* schematische Grenze des späteren Peribranchialraumes und der späteren Atemgänge; *GrT* Grenze des zur Transplantation verwendeten Ectodermstückes; *Kl*, *Kr* Lage der linken und rechten ectodermalen Kiemenanlagen schematisch eingetragen. Vergrößerung $\times$ 19.

Soviel ich wegen der Kürze der Zeit konnte, habe ich diese Versuche weiter verfolgt und sicher gestellt. Auch bin ich zu allerletzt dazu gekommen, das caudal von den Kiemen, also über den Vornieren liegende Ectoderm näher zu prüfen. Im Folgenden will ich meine Ergebnisse kurz auseinandersetzen, um das prinzipiell Neue klar zu machen. In einer späteren Publikation werde ich noch auf verschiedene Fälle näher eingehen und dabei auch die hier nur vorübergehend erwähnte Opercularfaltenbildung ausführlicher behandeln.

Fig. 80.



Bombinator-Larve [Nr. 151 (1913)] im I. Stadium. Das Kiemenectoderm ist durch das »Herzectoderm« eines ähnlichen Tieres (s. Fig. 79) ersetzt. *Hd* Haftdrüse des Empfängers; *Hdl'*, *Hdr'* linke und rechte Haftdrüse des Spenders. Vergr. $\times$ 17.

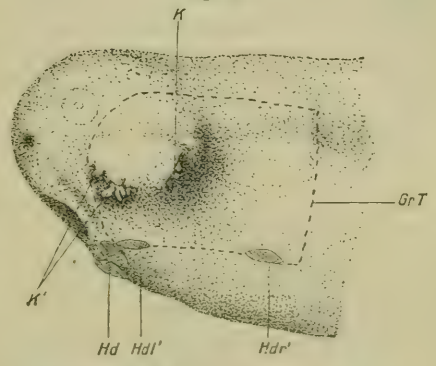
2. Versuche mit »Herzectoderm«.

a) Material und Methode.

Vom Spender wurde bei diesen Versuchen das in Fig. 79 als Viereck bezeichnete Stück ausgeschnitten. Dabei wurde wenigstens ein Teil der beiden Haftdrüsenanlagen, die im Stadium I nur durch ihre dunkle Pigmentierung gekennzeichnet sind, mitgenommen. Wie Fig. 79 zeigt, liegt in dem betreffenden Gebiet ein Teil des ur-

sprünglichen Kiemenectoderms, sowohl von der linken, wie von der rechten Seite (*Kl* und *Kr*). Natürlich gelang es nicht immer, das betreffende Stück ganz gleich zu schneiden, was auch deutlich beim Untersuchen des Empfängers in späteren Stadien zu sehen war. Jedenfalls ist durch die Mitnahme eines Teils der Haftdrüsen immer eine sehr genaue Orientierung des Transplantats in späteren Stadien der Entwicklung möglich gewesen.

Fig. 81.



Dasselbe Tier wie Fig. 80. 4 Tage nach der Operation. Auf der rechten Seite große, von der Opercularfalte halbbedeckte Kiemen. *GrT* Grenze des Transplantats; *Hd* Haftdrüse des Empfangers; *Hdl'*, *Hdr'* linke und rechte Haftdrüse des Spenders; *K* Kiemen, an der typischen Stelle des Empfängers, von diesem induziert; *K'* Kiemen an atypischer Stelle des Empfangers, vom Spender induziert. Vergrößerung $\times 19$.

Fig. 80 zeigt uns, wie die Transplantation durchschnittlich gemacht wurde. Das transplantierte Stück ist meistens erheblich größer als bei meinen früheren Versuchen. Die Orientierung des Transplantats war gewöhnlich wie in Fig. 80, aber auch in einigen Fällen so, daß es zu dieser Lage um 90° oder 180° gedreht war.

Ich habe im ganzen 21 solche Transplantationen bei *Bombinator* gemacht, davon 7 im I. Stadium, 11 im II. Stadium und 3 im III. Stadium. Von diesen gaben 16 insofern ein positives Resultat, als von dem transplantierten Ectoderm Kiemen gebildet wurden. In den 5 anderen Fällen unterblieb die Kiemenentwicklung, wohl aber entstand ein atypischer Peribranchialraum.

b) Besprechung der Experimente.

Meine Ergebnisse hoffe ich hier am besten kurz darlegen zu können, indem ich einen typischen Fall näher beschreibe und die übrigen Fälle im Anschluß daran zusammenfasse.

Versuchstier Nr. 151 (1913), operiert im I. Stadium, fixiert nach 4 Tagen (Fig. 80—83).

Die Entwicklung vollzog sich infolge des kühlen Wetters sehr langsam. Fig. 81 zeigt das Tier bei der Fixierung. Auf der normalen Seite sind schon große Kiemen vorhanden, die von der Opercularfalte etwa halb bedeckt sind. Auf der operierten Seite sind die Grenzen des Transplantats noch zu erkennen. Ein absolut sicheres

Merkmal für die Orientierung bieten die beiden im Transplantat vorhandenen Haftdrüsen (*Hdl'* und *Hdr'*).

Schon äußerlich ist deutlich zu sehen, daß eine Kiemenbildung an zwei verschiedenen Stellen stattfindet. Die orale Gruppe von kleinen Kiemenfäden hat eine für den Empfänger ganz atypische Lage, die caudale Gruppe aber, die noch sehr wenig entwickelt ist, liegt gerade da, wo die typischen Kiemen des Empfängers entstehen sollen. Die histologische Untersuchung ergibt, daß die orale Gruppe von Kiemenfäden oral von der zweiten Schlundfalte liegt, die caudalen Kiemen gehören typisch zum 3. und 4. Kiemenbogen des

Fig. 82.

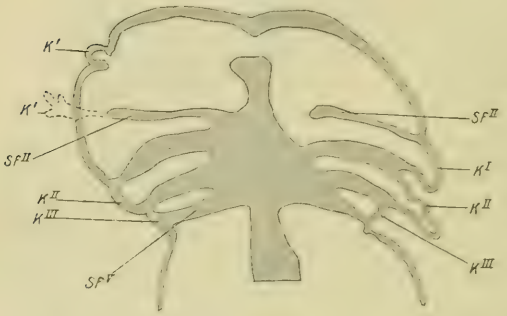


Fig. 83.

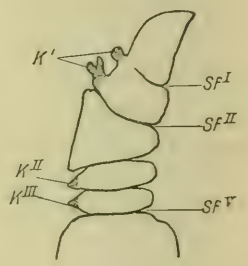


Fig. 82. Horizontalschnitt durch die Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 81. *SfII—V* 2.—5. Schlundfalte; *KI—III* 1.—3. Kiemenreihe des Empfängers (auf der operierten Seite sehr klein); *K'* Kiemen des Spenders; die mit der punktierten Linie bezeichneten Kiemenfäden liegen mehr ventral als der abgebildete Schnitt. Vergr. × 36.

Fig. 83. Schematischer Horizontalschnitt durch die linke Kiemenregion derselben Larve wie Fig. 82; *SfI—V* 1.—5. Schlundfalte; *KII—III* 2.—3. Kiemenreihe des Empfängers; *K'* Kiemen des Spenders.

Empfängers (Fig. 83). Auffallend ist, daß das distale Ende der zweiten Schlundfalte, das mit den hinteren Kiemenfäden der oralen Gruppe zusammenhängt, stark nach vorn gebogen ist. Die oralen Kiemenfäden enthalten Blutgefäße, die, wie es scheint, von dem 1. Kiemenbogengefäß herkommen. Von der 2. Schlundfalte sind einige Entodermzellen in die caudalen Fäden hineingedrungen, sonst sind diese rein ectodermale Bildungen.

Die caudalen Kiemen sind noch sehr wenig entwickelt (Fig. 82). Die typische 1. und 4. Reihe fehlen noch total. Wahrscheinlich wären diese noch später gebildet worden.

Es liegt hier eine Kiemenbildung vor, die sich von der typischen u. a. darin unterscheidet, daß sie stark verspätet auftritt. Es ist etwa dieselbe Erscheinung, wie bei den in der Hauptarbeit erwähnten Regenerationsversuchen. Die hier in Betracht kommenden

Schlundfalten 3—5 schieben, etwa wie bei der typischen Entwicklung, ihr distales Ende unter das Ectoderm vor da, wo die Kiemenfäden entstehen. Von einer Verdrängung des Ectoderms durch das Entoderm im Sinne Greils kann aber hier, wie in einem anderen ähnlichen Fall, den ich untersuchte, keine Rede sein. Im Ectoderm sind sonst die typischen äußeren Kiementaschen gebildet, wenn auch etwas unregelmäßig. Die sehr kleinen Kiemenfäden selbst, die in einer Reihe auf der Außenseite des 3. und 4. Bogens aus dem fremden Ectoderm entstanden sind, haben zur Zeit der Fixierung noch keine deutliche Circulation.

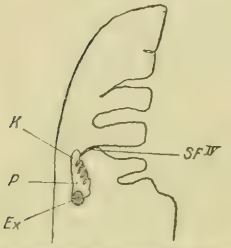
Es fragt sich nun, wie sind in diesem Fall die beiden Kiemengruppen entstanden? Beide sind aus dem transplantierten Ectoderm gebildet, aber offenbar auf ganz verschiedene Weise. Die orale Gruppe entsteht durch Selbstdifferenzierung aus den ursprünglichen ectodermalen Kiemenanlagen des Spenders. Daß solche Anlagen in dem transplantierten Stück vorhanden sind, und daß sie gerade an der Stelle der oralen Kiemengruppe liegen, geht aus dem Operationsprotokoll deutlich hervor. Wohl könnte man an die Möglichkeit denken, daß diese Kiemen erst durch die Beeinflussung seitens der 2. Schlundfalte des Empfängers, welche die caudalen Fäden von diesen Kiemen berührt (Fig. 82), aus indifferentem Ectoderm des Spenders entstanden sind. Gegen eine solche Annahme spricht aber die für den Empfänger ganz atypische Richtung dieser Kiemenfäden. Alles stimmt dagegen mit der Lage dieser Teile im Spender; auch ist die führende Rolle des transplantierten Ectoderms daran zu erkennen, daß eine Biegung der Schlundfalte nach vorn in die Richtung auf die fremden Kiemenfäden hin erfolgt ist. Wahrscheinlich ist diese Verlagerung nachträglich durch Verschiebung der Kiemenfäden zustande gekommen, nachdem Ectoderm und Entoderm bereits verlötet waren. Es besteht also meiner Ansicht nach kein Zweifel darüber, daß hier eine Selbstdifferenzierung des Kiemenectoderms vorliegt, so wie wir diese Erscheinung bei meinen früheren Experimenten kennen gelernt haben.

Es fragt sich noch, warum in diesem Fall nicht die rechtsseitigen Kiemenanlagen des Spenders, die etwa in der Vornierengegend des Empfängers zu suchen wären, zur Entwicklung gekommen sind? Dies hängt wohl damit zusammen, daß das ectodermale Anlagematerial hier einen sehr ungünstigen Platz hat. Es wird infolge des sehr starken Längenwachstums des Körpers in dieser Region schon rein mechanisch stark verhindert, Ausstülpungen zu bilden.

Doch habe ich in anderen Fällen, obgleich selten, auch hier Kiemenfäden bekommen, die allerdings sehr klein blieben.

Ganz anders als bei der vorderen liegen dagegen die Verhältnisse bei der hinteren Kiemengruppe in diesem Fall. Hier haben wir es mit Ectoderm zu tun, welches nie an der typischen Entwicklung bei der Kiemenbildung mitbeteiligt ist. Sehen wir von dem wenigen ento- und mesodermalen Baumaterial ab, so sind diese Kiemen rein ectodermale Bildungen. Ihre Form und Lage kann aber hier nicht, wie in den früheren experimentell erzeugten Fällen, durch das transplantierte Ectoderm selbst determiniert sein, da dieses ein ortsfremdes ist.

Fig. 84.



Versuchstier Nr. 140/1913). Schematischer Horizontalschnitt durch die Kiemenregion einer *Bombinator*-Larve 8 Tage nach der Operation wie Fig. 80. *Ex* Extremität; *K* Kiemenfäden; *SfIV* 4. Schlundfalte; *P* Peribranchialraum.

Die übrigen 15 Fälle mit positivem Erfolg bestätigen teils dasselbe, was der besprochene Fall zeigt, teils erweitern sie auch die bei ihm ermittelten Tatsachen in mancher Hinsicht. In 12 Fällen sind mit dem Transplantat ectodermale Kiemenanlagen des Spenders (sowohl von der rechten wie von der linken Seite) mit verpflanzt und haben sich in typischer Weise, so wie wir es in früheren Fällen gesehen haben, durch Selbstdifferenzierung weiter entwickelt. Auch die in dem Transplantant vorhandene Opercularfaltenanlage hat sich in verschiedenen, wenn auch nicht in allen Fällen, durch Selbstdifferenzierung zum Teil weiter entwickelt. In anderen Fällen ist dagegen die Opercularfaltenbildung im Transplantat merkwürdigerweise vollständig vom Empfänger determiniert. Darüber werde ich in einer späteren Publikation näher berichten.

Die mikroskopische Untersuchung von Versuchstieren, die weiter entwickelt sind als Fig. 81, zeigt, daß unter Umständen aus dem transplantierten Ectoderm, wenn auch anfangs in etwas atypischer Weise, Kiemen gebildet werden, die den typischen Empfängerkiemen fast vollkommen gleichen. Das atypische Ectoderm ist also ein Baumaterial, welches vollständig das ursprüngliche typische Kiemenectoderm in dieser Beziehung ersetzen kann. Es werden gelegentlich alle 4 Kiemenreihen, also auch die anfangs ganz kleine 4. Reihe entwickelt; ebenfalls brechen die Kiemenspalten typisch durch. Natürlich kommen dabei Unregelmäßigkeiten vor. Mein Material umfaßt vorläufig nur jüngere Larven, so daß ich über die defini-

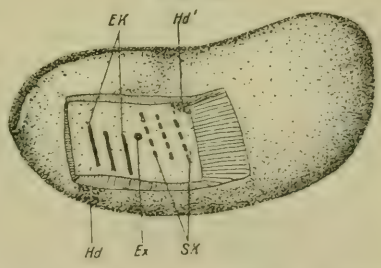
tive spätere Form der Kiemen nichts Sicheres aussagen kann. Höchstwahrscheinlich werden die betreffenden Kiemen auch später ganz typisch. Auch der Peribranchialraum kann typisch gebildet sein.

Von besonderem Interesse für die Kiemenbildungsfrage sind 4 Fälle, in welchen keine offenen Schlundspalten gebildet sind, und bloß eine Berührung einer Schlundfalte (3. oder 4.) mit dem Ectoderm stattfindet (Fig. 84). Trotzdem sind an der Berührungsstelle der Schlundfalte mit dem Ectoderm aus diesem Kiemenfäden, wenn auch kleine und unregelmäßige, gebildet. Ihre weitere Entwicklung ist gehemmt, besonders dadurch, daß der betreffende Peribranchialraum äußerst eng und zusammengepreßt ist. In anderen 5 Fällen besteht wohl ein ähnlicher enger Peribranchialraum um die Extremität herum, aber die entodermalen Schlundfalten berühren nicht die (ectodermale) Wand desselben. Es fehlen in diesen Fällen die Kiemenfäden.

3. Versuche mit »Nierenectoderm«.

Es ist mir erst während der Bearbeitung dieses Nachtrags klar geworden, daß von dem gesamten Ectoderm noch dasjenige dicht caudal von den Kiemen, also über dem Vornierenknäuel liegende, in bezug auf seine Fähigkeit Kiemen zu bilden, nicht früher untersucht worden ist. Deshalb habe ich noch zu allerletzt (Ende Juli) einige diesbezügliche Versuche unternommen. Diese können hier nur ganz kurz besprochen werden.

Fig. 85.



Bombinator-Larve [Nr. 181 (1913)] im I. Stadium nach Drehung des in der Kiemen- und Vornierenregion liegenden Ectoderms. *Hd'* Stück der Haftdrüse im gedrehten Ectoderm; schematisch eingetragen sind: *Ek* Typische Lage der drei ersten Kiemenreihen; *Sk* Lage der verlagerten, ursprünglichen ectodermalen Kiemenanlagen; *Ex* Lage der Extremität in beiden Fällen. Vergr. $\times$ 17.

Fig. 85 zeigt die Versuchsanordnung. Es handelt sich um eine Drehung eines Ectodermstückes, welches etwa doppelt so lang ist als in meinen früheren Drehungsversuchen (s. Fig. 34, S. 488). Die Extremität liegt etwa in der Lage des Drehungspunktes. Das über dem Vornierenknäuel liegende Ectoderm (ich nenne es hier kurz »Nierenectoderm«) tauscht den Platz mit dem »Kiemenectoderm«. Ich habe 8 solche Drehungen gemacht, 4 im I. und 4 im II. Stadium. Diese gaben dasselbe Resultat, wie meine früher erwähnten Versuche

mit dem »Herzectoderm«. Es entstanden auch aus diesem Ectoderm, wenn auch anfangs in etwas atypischer Weise, für den Empfänger typisch angeordnete Kiemen und ein typischer Peribranchialraum.

Die Entwicklungsweise dieser Kiemen bietet prinzipiell nichts Neues im Vergleich mit den in diesem Nachtrag früher besprochenen Fällen. Auch hier kommen gelegentlich Unregelmäßigkeiten vor. Die in dem gedrehten Ectodermstück vorhandenen ursprünglichen ectodermalen Kiemenanlagen (Fig. 85 *Sk*) kommen infolge ihrer ungünstigen Lage kaum zur Entwicklung. Die Besprechung der einzelnen Fälle verschiebe ich auf die spätere Publikation über das Operculum, weil sie für dasselbe von Wichtigkeit sind.

4. Zusammenfassung der neuen Ergebnisse.

Es ist durch die obigen Untersuchungen bei *Bombinator* nachgewiesen, daß es im Gegensatz zu meinen früheren Vermutungen ein Ectodermgebiet gibt, welches, obgleich nicht bei der typischen Kiemenbildung mitbeteiligt, doch an die Stelle des ursprünglichen Kiemenectoderms gebracht, dieses als Baumaterial vollständig ersetzen kann. Es ist dies bei Versuchstieren nachgewiesen, welche sich in meinen I. und II. Ausgangsstadien befinden. Nach meinen bisherigen Feststellungen hat dieses Gebiet eine sehr enge Umgrenzung. Es handelt sich erstens um die in Fig. 79 als ein Viereck bezeichnete Region, also um dasjenige Ectoderm, welches ventral zwischen den beiderseitigen Kiemen liegt. Auch von diesem Ectoderm ist vorläufig etwa nur die zwischen den gestrichelten Linien (*GrP*) gelegene Partie, also das Material, welches später die Wand des Peribranchialraumes und der Atemgänge aufbaut, als sicher geeignet nachgewiesen. Zweitens ist noch sichergestellt, daß auch das dicht caudal von den Kiemen, also über dem Vornierenknäuel liegende Ectoderm, die betreffende Fähigkeit besitzt. Ich habe hier der Kürze halber die betreffenden Gebiete als »Herzectoderm« und »Nierenectoderm« bezeichnet. Dagegen ist nach meinen bisherigen Untersuchungen das oral und dorsal von den Kiemen liegende, sowie das mehr entfernte Rumpfectoderm zur Kiemenbildung sicher nicht geeignet.

Die jetzt vorliegenden Befunde sind nur bei *Bombinator pachypus* gemacht. Ich habe bisher leider keine Zeit und Gelegenheit gehabt, auch andere Arten nach dieser Richtung hin zu untersuchen.

5. Nachprüfungen zu früheren Experimenten.

Infolge der nachträglichen Befunde habe ich meine früheren Experimente nochmals eingehend nachgeprüft. Diese scheinen beim ersten Anblick mit den hier beschriebenen Tatsachen nicht in Übereinstimmung zu sein. Was aber erstens die Selbstdifferenzierungsfähigkeit des ursprünglichen Kiemenectoderms anbetrifft, so steht sie bei *Bombinator* außer Zweifel. Auch in den neuen Fällen tritt diese Entwicklungsart deutlich hervor, sogar parallel mit der bei fremdem Ectoderm induzierten Kiemenbildung. In 12 Fällen habe ich noch eine direkte Nachprüfung meiner früheren Drehungsversuche bei *Bombinator* an neuem Material unternommen und dabei meine alten Befunde regelmäßig bestätigen können. Auch meine früheren negativen Befunde mit Ectoderm von anderen Stellen des Rumpfes habe ich in 11 neuen Fällen bestätigen können. Diese Experimente sind mit ganz besonderer Sorgfalt und gleichzeitig mit den positiv ausfallenden Versuchen mit »Herzectoderm« gemacht worden.

6. Diskussion der Ergebnisse.

Aus den oben besprochenen Experimenten geht die überraschende Tatsache hervor, daß die Kiemenbildung auf zweierlei Weise stattfinden kann. Einerseits ist das ursprüngliche Kiemenectoderm imstande, durch Selbstdifferenzierung Kiemen zu bilden, andererseits kann fremdes Ectoderm durch Beeinflussung dazu gebracht werden, das gleiche zu tun. Es ist dies eine Erscheinung, die eine große Ähnlichkeit mit der Linsenbildung hat. Auch hier haben wir bekanntlich einerseits Selbstdifferenzierung der Linsenanlage, andererseits eine durch den Augenbecher induzierte Linsenbildung aus fremdem Ectoderm. Im Vergleich mit der Linsenbildung ist bei der Kiemenentwicklung die exakte Analyse der verschiedenen Faktoren, welche die Bildung der Kiemen induzieren könnten, in mancher Beziehung äußerst schwer. Ich muß mich vorläufig darauf beschränken, nur Möglichkeiten zu besprechen, ohne eine bestimmte Entscheidung geben zu können.

Ein merkwürdiger Tatbestand bei diesen neuen Befunden ist der, daß nach meinen Untersuchungen nur ein begrenztes Gebiet fremden Ectoderms, nämlich dasjenige dicht caudal und ventral von den jetzigen Kiemen, die Fähigkeit besitzt, durch Induktion von außen veranlaßt, Kiemen zu bilden, alles übrige fremde Ectoderm dagegen nicht. Es ist dies ein analoger Fall zur Feststellung Spe-

MANNS (1912a, S. 88) über die Linsenbildung bei *Bombinator*. Nur das Kopfectoderm bildet dort auf Reiz des Augenbechers eine Linse, das Rumpfectoderm dagegen nicht.

In meinen Fällen sind zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder könnte das transplantierte Ectodermstück nur scheinbar ein indifferentes Ectoderm sein, in Wirklichkeit aber in sich Potenzen zur Kiemenbildung enthalten. Oder aber es ist von außen beeinflußt; dann wären die drei Keimblätter der Umgebung gesondert auf den beeinflussenden Faktor hin zu untersuchen.

Was die erste Möglichkeit betrifft, so ist daran zu denken, daß das Ectoderm caudal und ventral von den jetzigen Kiemen in der Phylogenie einmal Kiemen gebildet haben könnte. (Man denke an primitive Selachier, etwa *Chlamydoselachus*). Die alte, verlorengegangene Fähigkeit würde innerhalb der neuen Konstellation von selbst oder durch einen formativen Reiz, etwa wie es beim Durchbrechen der 2. ecto- und entodermalen Kiementasche bei *Bombinator* geschieht, wieder ins Leben gerufen. Doch ist diese Annahme sehr unwahrscheinlich, denn nach meinen Erfahrungen bildet das oral von der 2. ectodermalen Kiementasche liegende Ectoderm unter keinen Umständen Kiemen, obgleich hier gerade ein altes Kiemengebiet vorliegt. Hat doch z. B. *Hypogeophis* nach MARCUS (1908, S. 759) noch Rudimente einer Spritzlochkieme. Außerdem müßten die Kiemen, falls sie Fortsetzungen der jetzigen Kiemen im Ectoderm darstellen, bei Drehungen ganz anders liegen, als wie sie es tun.

Es ist also meiner Ansicht nach diese erste Möglichkeit abzulehnen. Dann bleibt nur die andere, daß das transplantierte Stück durch seine neue Umgebung dazu veranlaßt wird, etwas zu tun, was ihm an sich völlig fremd ist. Es fragt sich nun, wo sitzt dann der veranlassende Faktor und in welcher Weise kommt seine Wirkung auf das transplantierte Ectoderm zustande?

Für die Entstehung der ectodermalen Kiementaschen ist es nicht unwahrscheinlich anzunehmen, daß das Entoderm der maßgebende Faktor ist. Wir haben schon früher (S. 562) einen in dieser Beziehung wirkenden Reiz der Schlundfalten feststellen können. Doch ist diese Annahme durch diese Analogie noch nicht bewiesen.

Komplizierter liegen die Verhältnisse bei den Kiemenfäden. Bekanntlich hat GREIL die Annahme vertreten, daß das Entoderm in die Anlagen der Kiemenfäden hineinwächst und den eigentlichen Bildungsfaktor darstellt. Das Ectoderm solle nur passiv den form-

gebenden entodermalen Prozessen folgen. Diese Annahme wurde von mir in der Hauptarbeit für das Ectoderm, welches an der Kiemenbildungsstätte sitzt, widerlegt, wenigstens in der Form, daß das Ectoderm auch ohne das Entoderm Kiemen bilden kann. Es könnte aber trotzdem Geltung haben für unseren jetzigen Fall. Man müßte dann annehmen, daß zwar im gewöhnlichen Gang der Dinge die Potenz des Entoderms infolge der Fähigkeit des Ectoderms latent bliebe. In gewissen Fällen aber träte die Potenz des Entoderms zutage; es würde in diesen unter seiner Leitung gleiches zustande kommen können, wie im gewöhnlichen Gang der Dinge durch die Tätigkeit des Ectoderms allein. Dazu würde unser Fall gehören. Die Rollen zwischen Ectoderm und Entoderm sind dann vertauscht. In einem Fall ist das Ectoderm der aktive Faktor und das Entoderm der passive, im anderen umgekehrt. Das Schulbeispiel dafür ist das Loch im Operculum (Braus, 1906, S. 582). Die Extremität (aktives Element) vermag durch Druck auf die Haut (passives Element) ein Loch zu bilden. Trotzdem geschieht die Entstehung des Opercularloches so, daß die Haut aus sich ein Loch bildet (aktives Element) und die Extremität hindurchschlupfen läßt (passives Element). Nun ist aber auszuschließen, daß das Entoderm eine solche Rolle in einer Weise zu spielen vermag, wie sie sich speziell Greil vorgestellt hat. Denn dazu würde gehören, daß wirklich alle Kiemenfäden vom Entoderm gebildet würden, und daß auch das ortsfremde Ectoderm nur einen Überzug auf dem Entoderm zu bilden brauchte. Wo das formgebende Entoderm fehlte, da müßte auch das (passive) Ectoderm unfähig sein Kiemen zu bilden. Daß es aber nicht so ist, zeigen deutlich diejenigen Fälle, wo nur eine bloße Berührung des Entoderms mit dem Ectoderm erfolgt ist, und dieses trotzdem mehrere Kiemenfäden gebildet hat (Fig. 84). Auch diejenigen Fälle, wo größere Mißbildungen in der Kiemenregion vorliegen, zeigen deutlich, daß das Entoderm unmöglich im Sinne Greils alle Kiemenfäden hat bilden können.

Falls also das Entoderm die ihm hier hypothetisch zugedachte Rolle zu spielen vermag, so muß seine Einwirkung die eines formativen Reizes sein. Es müßte die Berührung genügen, um das Ectoderm zu veranlassen, Bildungsprozesse aus sich heraus vorzunehmen, die ihm an der Stelle, von welcher es stammt, völlig fremd sind. Ein analoges Beispiel kennen wir von der Linse. Denn dort ist, wie früher bekannt, bei *Rana palustris* und *sylvatica* sogar Bauchectoderm imstande, auf den Berührungsreiz des Augenbechers hin

ein so kompliziertes Organ wie eine Linse zu erzeugen. Ich kann dasselbe aus eigenen Versuchen für *Hyla arborea* bestätigen.

Es wäre aber sicher unrichtig, damit die Angelegenheit für erledigt zu halten. Denn ebensogut wie das Entoderm könnte das Mesoderm (etwa die Blutgefäße) den auslösenden Anstoß geben. Ich werde in einer folgenden Arbeit für die Bildung des Operculums nachweisen, daß auch dieses aus ortsfremdem Ectoderm gebildet werden kann. Dort ist in gewissen Fällen jede Beziehung zum Entoderm ausgeschlossen.

Bei den Kiemenfäden könnte ebenso — trotz Anwesenheit und unmittelbarer Beteiligung des Entoderms als Baumaterial — der auslösende Faktor doch anderwärts sitzen. Ich habe bisher keinen gangbaren Weg finden können, um diese Frage zu lösen. Das Entoderm an der operierten Stelle vollständig zu entfernen, so wie ich es in der Hauptarbeit beschrieben habe, verspricht deshalb keinen Erfolg, weil der doppelte Eingriff zu schwer vertragen wird. So stehen wir hier zurzeit vor einem non liquet.

Es ist aber noch die Möglichkeit ins Auge zu fassen, daß weder das Entoderm noch das Mesoderm den bestimmenden Faktor enthalten, sondern das Ectoderm selbst. Hier ist nicht wie früher das transplantierte Ectoderm (Spender), sondern das Ectoderm, in welches es hineingepflanzt wird (Empfänger) gemeint. Wenn von den Wundrändern oder durch Vermittlung derselben ein Reiz ausginge, welcher das fremde implantierte Ectodermstück veranlassen könnte, sich gerade so zu verhalten wie das excidierte, so wäre das Ectoderm der einzige Sitz der Kiemenbildungsprozesse. Wir können zurzeit diese Annahme weder ablehnen noch beweisen. Es ist jedoch von Regenerationen nach Verletzungen bekannt, daß von der Wundstelle aus jeder Teil so weit fortzuwachsen vermag, bis das fehlende Stück ersetzt ist (Extremitäten). Auch ganze Extremitätenanlagen, z. B. die hintere Extremität bei *Bombinator*, können sich neu bilden, wenn nur das Nachbarmaterial an die Stelle der excidierten Knospe vordringt (Braus 1906b, S. 540). Im Fall der Kiemenbildung aus regenerierendem Ectoderm nach Entfernung des gewöhnlichen könnte es sich um einen ähnlichen Vorgang handeln; bei transplantiertem Ectoderm müßte dieses eine Umstimmung durch seine neue ectodermale Nachbarschaft erfahren.

Welche von diesen Möglichkeiten auch zutreffen mag, immer erhebt sich noch die Frage, warum ist das ortsfremde Ectoderm, welches in die Kiemenregion gebracht wird, nur dann zur Kiemen-

bildung fähig, wenn es aus der Herzregion und der Vornierenregion stammt, von anderwärts her aber nicht? Ich möchte hier nur auf einige Tatsachen hindeuten, welche vielleicht im Zusammenhang mit diesem Problem stehen können.

Das betreffende Ectoderm ist, wenigstens teilweise, lange Zeit durch das Wachstum der Opercularfalten in Umbildung begriffen, also vielleicht ganz allgemein in einem labileren Zustand als anderes Ectoderm.

Es verrät aber seine Aktivität auch durch eine besondere histologische Umwandlung. Die Wände des Peribranchialraumes und der Atemgänge, welche hier entstehen, haben statt zwei, wie anfangs alles Ectoderm, später nur eine Schicht aufzuweisen (Braus 1906b, S. 512).

Es ist von Spemann (1906, S. 200), Pressler (1911, S. 17) und Meyer (1913, S. 94) direkt nachgewiesen, daß das Ectoderm in der Herzregion eine besondere Reizbarkeit besitzt, denn bei *Rana esculenta* und *Bufo* entsteht bei künstlichem Situs inversus viscerum ein rechts gelegenes Spiraculum statt des gewöhnlich links liegenden Loches.

Ich habe bei *Bombinator* gefunden, daß die betreffende Stelle eine große Umwandlungsfähigkeit bei der Opercularfaltenbildung besitzt. Die Richtung der Opercularfalte kann bei Drehungen noch nachträglich umgestimmt werden. Näheres werde ich in einer besonderen Publikation mitteilen.

Es ist nicht unmöglich, daß künftige Untersuchungen das zur Kiemenbildung geeignete ortsfremde Ectodermgebiet als größer feststellen, als ich es vorläufig gefunden habe. Daß verschiedene Arten sich hierbei verschieden verhalten, ist sehr wohl möglich. Wir wissen z. B. bei der Linse, daß das Rumpfectoderm wohl bei *Rana palustris* und *sylvatica* (was ich auch für *Hyla arborea* bestätigen kann), nicht aber bei *Bombinator* auf den Reiz des Augenbechers hin eine Linse erzeugen kann.

Es wäre noch übrig zu untersuchen, ob wir aus dem phylogenetischen Entwicklungsgang der Kiemen irgendwelche Erklärungen finden können für die doppelte Art der Kiemenbildung während der Ontogenese. Leider können wir hier, wie bei allen phylogenetischen Spekulationen, nur Vermutungen aufstellen, die sicheren Beweise fehlen uns.

Es fragt sich, sind die jetzigen Anuren-Kiemen phylogenetisch zuerst durch ecto-, ento- oder mesodermale Bildungen veranlaßt

worden? Wenn die erste Annahme zutrifft, dann ist die Selbstdifferenzierungsfähigkeit des jetzigen Kiemenectoderms leicht zu verstehen. Dagegen bleibt die etwaige Fähigkeit eines der beiden anderen Keimblätter, fremdes Ectoderm zur Kiemenbildung zu veranlassen, schwer zu erklären. Sind die Kiemen aber schon früher durch Ento- oder Mesoderm determiniert, dann wäre die Fähigkeit dieser Keimblätter, entweder eines jeden für sich, oder beider gleichzeitig, einen Einfluß auf fremdes Ectoderm immer noch ausüben zu können, erklärlich. Die jetzige Fähigkeit des Ectoderms müßte man sich in dem Falle so zustande gekommen vorstellen, daß dieses allmählich durch Vererbung der Reizwirkungen der Nachbarschaft (Ento- oder Mesoderm) sich so eingepaßt hat, daß es schließlich allein seine typische Entwicklung durchzumachen weiß. Es wäre dies eine ähnliche Annahme wie die, durch welche Spemann (1912a, S. 91) die Selbstdifferenzierungsfähigkeit der Linsenanlage zu erklären versucht hat.

Heidelberg, den 28. Juli 1913.

Literatur.

(Siehe die Hauptarbeit.)

1913. Meyer, Rudolf. Die ursächlichen Beziehungen zwischen Situs viscerum und Situs cordis, in: Arch. f. Entwicklungsmechanik d Organismen. Bd. XXXVII. Heft 1.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 419
II. Geschichtliches 420
III. Material und Methode 425
IV. Deskriptiver Teil 429
A. Vorbemerkungen 429
B. Ausgangsstadien (ohne Kiemen) 430
1. Ausgangsstadium I 430
2. Ausgangsstadium II 433
3. Ausgangsstadium III 435
C. Ältere Stadien (mit Kiemen) 437
1. Verschmelzung der Schlundfalten mit dem Ectoderm bei Bombinator 437
2. Verschiedene Ansichten über die Verschmelzung der Schlundfalten mit dem Ectoderm bei den Amphibien 440
3. Entwicklung des Epithels der ersten Kiemen bei Bombinator 445
4. Entwicklung des Epithels der ersten (äußeren) Kiemen bei Rana fusca, R. esculenta, Bufo vulgaris und Hyla arborea . 449
5. Entwicklung der hintersten (6.—8.) Schlundtaschen 450
6. Äußere Entwicklung der verschiedenen Kiemenformen . . . 451
a) Vorbemerkungen 451
b) Rana fusca 452
c) Rana esculenta, Bufo vulgaris und Hyla 453
d) Bombinator 454
e) Vergleich der Bombinatorkiemen mit anderen Anurenkiemen 460
7. Entwicklung des Epithels der späteren (inneren) Kiemen . . 461
8. Die 4. Kiemenreihe 463
9. Bemerkungen über die Kiemengefäße 465
10. Bildung der Kiemenspalten 466
11. Bemerkungen über die spätere Differenzierung der Kiemenregion 468
V. Experimenteller Teil 469
1. Vorbemerkungen 469
2. Über die erste Entwicklung der Kopfnerven und des Labyrinths 470
a) Entwicklung der Kopfnerven 470
b) Entwicklung des Labyrinths 475
3. Über Ersatz von Kiemenectoderm durch Rumpfectoderm 477
4. Über die Entwicklung der Kiemenregion nach Entfernung der Schlundfaltenanlagen 479
5. Über Transplantation von Kiemenectoderm auf eine andere Körperstelle (Bauch) 484
6. Über Drehungen des Kiemenectoderms 488
a) Methode, Bezeichnungen 488
b) Zahl der Fälle 494
c) Versuche an Bombinator, Kiemenlose Stadien 494
d) Versuche an Rana fusca 497

Seite
e) Versuche an Bombinator, Stadien mit Kiemen 506
f) Versuche an Rana esculenta 532
α) Das ganze Ectoderm gedreht 533
β) Die Deckschicht gedreht 537
g) Versuche an Hyla arborea 539
7. Über Transplantation von Kiemenectoderm von Rana esculenta auf Bombinator 543
8. Über Regeneration von Kiemenectoderm 543
VI. Allgemeiner Teil 549
1. Ergebnisse der histologischen Analyse der typischen Entwicklung 549
2. Ergebnisse der Experimente 552
A. Terminologisches 552
B. Entwicklung der Kiemenfäden 553
1. Über die experimentelle Methode 553
2. Determination und Auslösung der ersten Entwicklung der Kiemenfäden 554
3. Determination und Ausführung der späteren Entwicklung der Kiemenfäden 557
C. Bildung offener Kiemenspalten 560
1. Determination des Anlagematerials 560
2. Gegenseitige Beeinflussung des Ecto- und Entoderms . . 561
3. Über experimentell erzeugten Atavismus bei der Kiemenspaltenbildung 563
3. Vergleich meiner Resultate mit früheren experimentellen Untersuchungen an anderen Organen 564
4. Zur Homologie der Anamnierkiemen 567
VII. Zusammenfassung der Ergebnisse 570
A. Aus dem deskriptiven Teil 570
B. Aus dem experimentellen Teil 571
VIII. Literaturverzeichnis 573
Nachtrag: Über die Entstehung von Kiemenfäden und Kiemenspalten aus transplantiertem, ortsfremdem Ectoderm bei Bombinator 576
1. Vorbemerkungen 576
2. Versuche mit »Herzectoderm« 578
3. Versuche mit »Nierenectoderm« 583
4. Zusammenfassung der neuen Ergebnisse 584
5. Nachprüfungen zu früheren Experimenten 585
6. Diskussion der Ergebnisse 585
Literatur 590

(*Aus dem anatomischen Laboratorium der Universität Zürich.*)

Die Entwicklung der Gonadenanlage und Entstehung der Gonocyten bei Triton taeniatus (Schneid.).

Von

Helene Abramowicz aus Petrokow.

Mit 27 Figuren im Text.

Das durch Langs Bearbeitung der Gonoceoltheorie wieder in lebhafteren Fluß geratene Cölomproblem erweckte unter den Zoologen steigendes Interesse für die Frage, ob die Gonocyten entodermaler oder mesodermaler Herkunft sind oder endlich, ob sie als solche unabhängig von den Keimblättern determiniert sind. Obgleich nun seitdem zahlreiche sorgfältige Untersuchungen an verschiedensten Vertretern des Tierreiches vorgenommen wurden, darf dieses für das Verständnis der gesamten Organisation des Metazoenkörpers cardinale Problem noch immer nicht als zu einem befriedigenden Abschluß gelangt bezeichnet werden, wie auch die neueren Zusammenstellungen von Korschelt und Heider (1910) und Ziegler (in »Leibeshöhle« Handwörterbuch d. Naturw. 1912) es zeigen.

Seit der berühmten Arbeit von Boveri (1892) über *Ascaris megalocephala* mehren sich die Fälle, in denen die Gonocyten von ersten Blastomeren abgeleitet werden. Mit Ausnahme von *Cymatogaster aggregatus* (Eigenmann [1897]) konnten bisher solche Blastomeren nur bei Wirbellosen konstatiert werden, wogegen für Wirbeltiere die Gonocyten erst auf Stadien mit Mesodermanlage einwandsfrei nachgewiesen wurden. In letzterem Falle würden sie somit von Keimblättern abzuleiten sein.

Für das Studium dieser Frage erfreuten sich unter den Wirbeltieren die Amphibien aus leicht ersichtlichen Gründen seit langem besonderer Bevorzugung. Aber selbst in dieser eng umschriebenen Gruppe widersprechen die Ergebnisse einander noch immer, insofern die einen Forscher an einer mesodermalen, andere wieder an einer entodermalen Herkunft der Gonocyten festhalten.

Ich wählte für meine Studien *Triton taeniatus*, da ich mir günstiges Material leicht beschaffen konnte. In erster Linie interessierte auch mich der erste Ursprung der Gonocyten, doch suchte ich mir auch über die Beziehungen der Gonocyten zu der Gonadenanlage Klarheit zu verschaffen.

Die meisten Forscher haben die Gonocyten der Wirbeltiere von Mesodermelementen abgeleitet. Im letzten Dezennium hat jedoch die Zahl der Fälle, in denen ein entodermaler Gonocytenursprung konstatiert wurde, beträchtlich zugenommen. Einen solchen fanden Woods (1902) bei *Acanthias*, Fedorow (1907) bei *Salmo fario*, Beard (1900) bei *Raja batis*, Allen (1907) bei *Rana pipiens*, (1911) bei *Amia* und *Lepidosteus*, King (1908) bei *Bufo lentiginosus*, Kuschakewitsch (1910) bei *Rana esculenta*, Casparo (1908) bei *Gongylus ocellatus*, Dustin (1910) bei *Chrysemys*, Tschaschin (1910) beim Huhn, Rubaschkin (1909) beim Meerschweinchen. Selbst beim Menschen ist ein solcher Ursprung möglich (Felix [1911]). Einige der obengenannten Forscher haben für spätere Entwicklungsstadien der Gonaden, deren mesodermale Natur allgemein anerkannt wird, noch eine Bildung von sekundären Gonocyten nachgewiesen, die ebenfalls mesodermaler Herkunft sind, da sie dem Bildungsgewebe der Gonaden entstammen. Kuschakewitsch, der bei *Rana esculenta* die gleichen Verhältnisse fand, sucht die Tatsache dieses auffallenden »Dualismus« der Gonocytenherkunft durch die Annahme zu erklären, es handle sich bei der Bildung primärer Gonocyten um eine Rekapitulation der für die Wirbellosen geltenden Gesetzmäßigkeit, derzufolge die Gonocyten direkt aus den Blastomeren sich entwickelten, während das Auftreten sekundärer, mesodermaler Gonocyten den Beginn der für die Amnioten geltenden Entstehungsweise darstellen würde. Der Umstand, daß beim Männchen von *Rana esculenta* die primären Gonocyten im Laufe der Ontogenese vollständig durch sekundäre ersetzt werden, beim Weibchen dagegen neben den sekundären noch reife Eier bilden, erscheint Kuschakewitsch als eine Stütze für seine Hypothese einer im Laufe der Phylogenese auftretenden Verdrängung einer primären Bildungsweise durch eine sekundäre. Der auf den ersten Blick ansprechenden Hypothese Kuschakewitschs stehen die Befunde Tschaschins und Rubaschkins gegenüber. Ersterer konstatierte für das Huhn, letzterer für das Meerschweinchen zweifellos eine entodermale Entstehung der Gonocyten, die nach Kuschakewitsch ihrer Herkunft nach ja primäre Gonocyten sein müssen.

Mithin bleibt der »Dualismus« im Entwicklungsmodus der Gono-

cyten als vor der Hand unerklärbar bestehen und muß es weiteren, sich über ein möglichst ausgedehntes Formenmaterial erstreckenden Untersuchungen vorbehalten bleiben, über diese widerspruchsvollen Verhältnisse Licht zu verbreiten.

Es kann nicht die Aufgabe meiner Untersuchungen sein, die erwähnten Probleme in ihrem vollen Umfange zu entwickeln, geschweige denn zu lösen. Vielmehr leitete mich bei der Übernahme der Aufgabe, die Entstehung der Gonocyten und erste Entwicklung der Gonaden zu verfolgen, einzig und allein der Wunsch, auch meinerseits einen Beitrag für das Verständnis der Genese des Genitalsystems der Anamnier zu liefern.

Indem ich mich nun der Darlegung meiner Ergebnisse zuwende, will ich nicht versäumen, meinen hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. W. Felix auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die vielfache Unterstützung, die er mir während der Ausführung derselben angedeihen ließ, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Material und Technik.

Die geschlechtsreifen Eier von *Triton taeniatus* erhielt ich teils von den in Gefangenschaft gehaltenen geschlechtsreifen Tieren, teils sammelte ich sie im Freien und zwar alle in demselben Teich.

Die ganz jungen Embryonen präparierte ich frisch aus der Eihülle heraus und fixierte sie in Sublimatpikrinsäure, Zenkerscher Flüssigkeit, 10% Formol oder Formolalkohol.

Für ältere Larven wandte ich dagegen nur Sublimatpikrinsäure oder Zenkersche Flüssigkeit an. Außerdem mußte den älteren Stadien Luft entzogen werden, die ältesten bedurften noch einer Entkalkung.

Ein Teil der Objekte wurde in toto mit Parakarmin gefärbt und über Chloroform in Paraffin eingebettet.

Die besten Resultate für die dotterreichen Embryonen ergaben als Fixationsmittel 10% Formol, als Einbettungsmittel überhitztes Paraffin.

Für die älteren Larven leisteten Sublimatpikrinsäure und Zenkersche Flüssigkeit gleich gute Dienste.

Die Schnitte der mit Parakarmin gefärbten Objekte wurden mit Pikroindigokarmin nachgefärbt. Ungefärbte Objekte wurden mit Hämatoxylin-Eosin, Hämatoxylin Weigert oder Eosin-Azur II gefärbt.

Bei dotterreichen Embryonen hat die Hämatoxylin-Eosin-Färbung die besten Resultate ergeben.

Eosin-Azur II eignete sich für Färbung älterer Embryonen weniger.

Alle Objekte wurden in Serien von 7,5 μ, seltener 10 μ Dicke geschnitten.

Die Größe der Stadien habe ich durch einen Quotienten ausgedrückt, dessen Zähler den Abstand von Schnauzenspitze zu Schwanzspitze, dessen Nenner denjenigen von Schnauzenspitze zu After bedeutet.

Den Zahlenwert für die Größe der Objekte gewann ich durch Multiplikation der Schnittdicke mit der Anzahl der Schnitte.

Maßgebend für das Alter der Stadien waren einmal die Größe der Objekte, ferner die Anzahl der Spinalganglionpaare. Nicht immer konnte jedoch das Alter der Stadien auf diesem Wege ermittelt werden, da in einigen Fällen die Größe der Larve der Entwicklungshöhe der inneren Organisation nicht entspricht. In solchen Fällen benutzte ich zur Altersbestimmung die Entwicklungshöhe der wichtigsten Organsysteme.

Literatur.

In der Literatur über die Entwicklung des Genitalsystems der Amphibien findet man bis zum Jahre 1900 über das erste Auftreten der Gonocyten und die Ausbildung der primären Genitalanlage nur wenige Angaben. Die wichtigsten dieser Arbeiten sind von Kuschakewitsch (1910) besprochen worden; ich verweise daher auf seine Zusammenstellung. Im folgenden will ich mich mit einer kurzen Wiedergabe des Inhaltes derjenigen Arbeiten begnügen, deren Kenntnis für das Verständnis der von mir bei *Triton taeniatus* gefundenen Verhältnisse notwendig ist. Die erwähnten Arbeiten sollen ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge entsprechend besprochen werden.

Bouin (1900) verfolgte die Entwicklung der weiblichen Genitalanlage bei *Rana esculenta*. Die frühesten Stadien hat er, wie er selbst bemerkt, nicht untersucht. Bei dem jüngsten, von ihm untersuchten Stadium waren bereits die Seitenplatten über dem Darm zusammengetreten. Auf diesem Stadium sah er die Gonocyten, die groß und dotterreich waren, dicht aneinander gedrängt, im hinteren Drittel des Rumpfes unter der Aorta zwischen den beiden Venae cardinales und den beiden primären Harnleitern einen Strang bilden.

Die Gonocyten waren den Entodermzellen sehr ähnlich. Diese Ähnlichkeit läßt den Autor vermuten, daß Zellen aus dem Entoderm in den Raum zwischen Aorta und Darm auswanderten. Er hält es aber auch für möglich, daß die Peritoneal- und Mesenchymzellen dieser Gegend sich frühzeitig mit Dotter beladen und zu den Gonocyten werden. Bouin schwankt anfangs zwischen diesen beiden Möglichkeiten, entscheidet sich aber auf Grund von Beobachtungen an späteren Entwicklungsstadien schließlich für die zweite Möglichkeit.

Zu den primären Gonocyten, die die von Bouin als Genitalzellstrang bezeichnete unpaare mediane Anlage bildeten, gesellen sich später andere Peritoneal- und Mesenchymzellen, die »petites cellules germinatives«, die sich entweder ebenfalls in Gonocyten umwandeln oder dann Follikelzellen bilden.

Die genannte unpaare Genitalanlage plattet sich in dorsoventraler Richtung ab und spaltet sich in zwei Wülste, die zu beiden Seiten des Mesenteriums in die Leibeshöhle hineinragen. Während der Bildung dieser beiden Anlagen erfolgte in den Gonocyten die Resorption der Dotterplättchen.

Die durch die auf diesem Stadium begonnene mitotische Teilung entstandenen Tochterzellen umgeben sich mit Follikelzellen und bilden mit den Peritonealepithelzellen zusammen ein einschichtiges Keimepithel. Die Mitte der Genitalanlage war von immigrierten, von Bouin als »cellules du mésenchyme périwolffien« bezeichneten Mesenchymelementen erfüllt, die sich in das bindegewebige Stroma der Genitalanlage und in die Genitalstränge umwandeln, nie Gonocyten bilden. Das Keimepithel war von diesen Zellen durch eine Membran abgetrennt.

Durch die Teilungen erfährt die Zahl der Gonocyten zunächst eine Vermehrung, die aber bald einer auf dem Wege der Hypertrophie und späteren Zerfalles der Gonocyten erfolgenden Degeneration und Abstoßung Platz machte, wodurch eine Verminderung der Zahl der Gonocyten bedingt wurde. Gleichzeitig erfolgte eine Neubildung von Gonocyten durch Umwandlung von Peritonealzellen.

Der Unterschied der Geschlechter machte sich bald nach der »ponte d'ovules primordiaux« geltend, indem sich in den zu Ovarien werdenden Genitalanlagen die Gonocyten teilten und die Genitalzellnester bildeten, während die zu Hoden werdenden sich dadurch charakterisierten, daß in ihnen die »ponte d'ovules primordiaux«

stärker war, ja nach Bouin vielleicht überhaupt nur ihnen zukommt. In den Genitalsträngen, die nicht so stark entwickelt waren, wie bei den Männchen, traten Hohlräume auf, von denen einige bei geschlechtsreifen Weibchen miteinander verschmolzen.

Soweit Bouin über die hier in Frage kommenden Stadien. Der übrige Teil der Arbeit Bouins behandelt die Oogenese.

Dustin (1907) untersuchte *Triton alpestris*, *Rana fusca* und *Bufo vulgaris*. Nach ihm sind alle Gonocyten gleichen Ursprungs. Er sagt: »les cellules sexuelles ont une origine unique: le gonotome mésoblastique«. Dessenungeachtet findet er primäre und sekundäre Gonocyten. Die primären entstehen in den dorsalen Teilen der Seitenplatten der hinteren Körperregion. Auf diesem Stadium waren sie den Entodermzellen sehr ähnlich und enthielten, obwohl kleiner als die letzteren, doch zahlreiche Dotterplättchen. Die Differenzierung der Gonocyten aus den Mesodermzellen erfolgt nach Dustin bei *Rana* in folgender Weise. Auf den jüngsten Stadien lassen sich die Gonocyten von den Mesodermzellen nicht unterscheiden. Erst nach ihrer Abtrennung von den Seitenplatten, während ihres Zusammenrückens in der Medianlinie lassen sie gegenüber den Mesodermzellen Unterschiede erkennen, die sich in der Größe, der Anzahl der Dotterplättchen und Färbung äußern. Die Größe und Zahl der Dotterblättchen nimmt zu und die Färbbarkeit des Kernes wird eine intensivere. Die Gonocyten nähern sich jetzt in ihrem Aussehen den Entodermzellen.

Hand in Hand mit der gegenseitigen Annäherung der Seitenplatten geht ein Zusammenrücken der Gonocyten der primären paarigen Genitalanlage einher, so daß eine unpaare mediane über dem dorsalen Mesenterium liegende Genitalanlage resultiert. Diese wird durch Spaltung zu einer sekundär-paarigen, die sich zu beiden Seiten der Radix Mesenterii in die Leibeshöhle vorstülpt. Ein Teil der Gonocyten degeneriert später durch eine »atrophie pigmentaire« und verschwindet. Hierauf folgt eine Neubildung von Gonocyten, die durch Umwandlung aus Peritonealepithelzellen entstehen. Die Gonocyten und die Peritonealepithelzellen bilden zusammen das Keimepithel. Die Gonocyten bilden nun beim Weibchen auf dem Wege rasch aufeinander folgender Teilungen Genitalzellnester, deren Zellen bald in die Wachstumsperiode eintreten. Beim Männchen beginnen die Teilungen viel später; die Anlage bleibt längere Zeit von Gonocyten und anderen »kleinen Zellen« (Peritonealzellen) erfüllt.

Allen (1907) läßt bei *Rana pipiens* die Genitalanlage von An-

fang an unpaar entstehen. Ihr Zellenmaterial stammt von einer medianen dorsalen Leiste des Entoderms. Durch das Zusammenrücken der Seitenplatten zur Bildung des dorsalen Mesenteriums wird diese Leiste vom Entoderm abgetrennt. Die Zellen dieser unpaaren Genitalanlage liefern allein die Gonocyten. Der Verfasser konnte eine Umbildung von Mesodermzellen in Gonocyten nicht konstatieren.

Dieselben Verhältnisse fand King (1908) bei *Bufo lentiginosus*. Die Ausbildung der paarigen Genitalanlage folgt dem von Dustin beschriebenen Modus. Bezüglich der geschlechtlichen Differenzierung der Gonaden nimmt King an, daß die Genitalanlagen, deren Gonocyten gegen die Mitte zu vermischt mit eingewanderten Mesenchymzellen liegen, Hoden ergeben, während diejenigen, deren Gonocyten sich an der Peripherie anordnen und deren Mesenchymzellen im Innern liegen, zu Ovarien werden.

Kuschakewitsch (1910) untersuchte die Genitalanlage von *Rana esculenta*. Die erste Andeutung einer Genitalanlage fand er bei einem 6,5—7 mm langen Embryo in Form einer unpaaren Leiste des dorsalen Entoderms; diese Leiste besteht aus großen mit Dotterplättchen stark beladenen Zellen, die sich durch einen blassen runden Kern von den Entodermzellen, die einen polyedrischen Kern besitzen, unterscheiden. Durch die medianwärts wachsenden Seitenplatten wird diese Leiste vom Entoderm abgetrennt. Beim gleichen Embryo rücken, weiter cranialwärts, die Zellen (primäre Gonocyten) dieser »Dotterleiste« da, wo das Mesenterium bereits ausgebildet ist, auseinander und ordnen sich in zwei Längsreihen an, die in den Winkeln liegen, die jederseits vom Peritonealepithel und der unteren Wand der Vena cardinalis gebildet werden. Auf dem folgenden Stadium dringen zwischen die Gonocyten die sie umgebenden Mesenchym-, vielleicht auch Peritonealzellen ein. Weiterhin stülpen sich die Längsreihen der Gonocyten leistenförmig in das erweiterte Cölom vor und bilden so die Genitalfalte. Schon auf diesem Stadium konnte Kuschakewitsch die Umbildung der zwischen den Gonocyten eingelagerten Mesenchym- und Peritonealzellen, die er Paragonien nennt, in die Gonocyten verfolgen (sekundäre Gonocyten). Die Gonocyten haben ihre Dotterplättchen inzwischen vollständig resorbiert. Später ordnen sich in der vergrößerten Genitalfalte die Gonocyten und die Paragonien an der Peripherie an. Auch dringen jetzt Stränge nephrogenen Gewebes der Urniere — die Genitalstränge, drei jederseits, in die Genitalfalte ein. Auf diesem Stadium

werden auch die früher degenerierten Gonocyten in das Cölom ausgestoßen.

Die nun folgenden Stadien werden von Kuschakewitsch unter Hoden- und Ovariumentwicklung behandelt.

In die kompakte Hodenanlage wachsen jederseits zwei Genitalstränge ein, die zwischen die Gonocyten und Paragonien vordringen. Ein Teil der letzteren zeigt die Umwandlung in sekundäre Gonocyten.

In der Ovariumanlage bildet sich ein Hohlraum, der die Genitalstränge von den Keimelementen trennt — primärer Genitalraum. Dieser wird bald durch den sich innerhalb des Genitalstranges ausbildenden sekundären Genitalraum verdrängt. Die Genitalstrangzellen wandeln sich hier nicht in sekundäre Gonocyten um.

In der Umbildung der Genitalstrangzellen in die Gonocyten glaubt nun Kuschakewitsch ein viel sichereres Moment zur Bestimmung einer Genitalanlage als Hodenanlage gefunden zu haben, als die von anderen Autoren hierfür herangezogenen Merkmale. Der diagnostische Wert dieses Momentes zeigte sich nach Kuschakewitsch auch in den Fällen, in denen eine Genitalanlage als zu einem Ovarium führend charakterisiert werden mußte, wie z. B. in seiner Normalreihe II, in der das Auftreten eines primären Genitalraumes in der Genitalanlage ein späteres Ovarium vortäuschte, oder in Normalreihe III, in der die Genitalanlage bereits die Merkmale eines typischen Ovariums zeigte. In beiden Fällen begann aber nichtsdestoweniger eine Hodenentwicklung, die durch Umwandlung der Genitalstrangzellen in Gonocyten inauguriert wurde. Auch im Falle der Spätbefruchtungsreihe[1], die lauter Männchen (100%) ergab und bei der anfangs die Genitalanlage überhaupt keine Gonocyten enthielt, setzte die Hodendifferenzierung stets mit der typischen Genitalstrangzellenumwandlung ein.

Schapitz (1912) läßt bei *Amblystoma* die Gonocyten aus den Zellen des Ursegmentstieles entstehen. Schapitz bezeichnet den durch eine vertikale Teilung des Ursegmentstieles entstehenden, dem Entoderm zugekehrten Abschnitt des Ursegmentstieles als Gonotom. Die Zellen des Gonotoms (eventuell nur einige derselben) sollen den Urgeschlechtsmutterzellen (Haecker [1911]) entsprechen. Diese Zellen differenzieren sich zu Gonocyten und unterscheiden sich von den übrigen Zellen durch folgende Merkmale: sie sind größer, ihr Kern

[1] Die Eier wurden 84 Stunden nach der Brunstperiode künstlich befruchtet.

ist blasig aufgetrieben, hantelförmig, lappig oder wurstförmig; das Karyoplasma enthält in regelmäßiger Verteilung charakteristische Körnchen oder Fädchen, daneben deutliche Nucleolen, das Cytoplasma viele Dotterplättchen und zahlreiche braun bis schwarz gefärbte Pigmentkörnchen.

Diese Gonocyten bilden die Genitalanlage, die nach SCHAPITZ paarig, symmetrisch und metamer angelegt wird. Durch das Zusammenrücken der Seitenplatten über dem Darm werden die Gonotom-Genitalanlagen medianwärts verschoben. Inzwischen trennen sie sich von den Seitenplatten los. Eine Annäherung der beiden Genitalanlagen in der Mittellinie, die zu einer unpaaren Anlage führte, konnte SCHAPITZ nicht beobachten.

Die Genitalleisten entstehen mit der Ausbildung des dorsalen Mesenteriums. Sie stülpen sich in die Leibeshöhle vor und werden vom Peritonealepithel umwachsen. Die Peritonealzellen dringen auch zwischen die Gonocyten ein und umgeben eine oder mehrere derselben mit einer Art von Follikelepithel. Die so entstandenen Follikel können ihrerseits wiederum von einem Hüllepithel umgeben sein. Einige der Zellen dieses Hüllepithels zeigen Merkmale sekundärer Gonocyten, was sie nach SCHAPITZ jedoch nicht sind.

SPEHL und POLUS (1912). Nach diesen Autoren ist beim Axolotl die primäre Genitalanlage paarig und symmetrisch. Sie stellt eine dorsale Verlängerung der Seitenplatten in der hinteren Rumpfregion dar. An diesen Stellen differenzieren sich die Mesodermzellen zu Gonocyten, die sekundär den Entodermzellen sehr ähnlich werden.

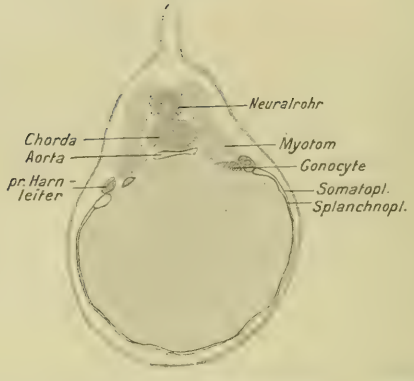
Die Ausbildung einer zuerst unpaaren, später paarigen definitiven Genitalanlage erfolgt in derselben Weise, wie es BOUIN für *Rana* angibt. Auch konnten SPEHL und POLUS die Degeneration von Gonocyten konstatieren. Da trotz der Degeneration die Zahl der Gonocyten die gleiche bleibt, nehmen die Autoren eine Neubildung von Gonocyten an, ohne sich indessen über diesen Punkt weiter zu verbreiten.

Eigene Untersuchungen.

Entwicklung der Genitalzellen.

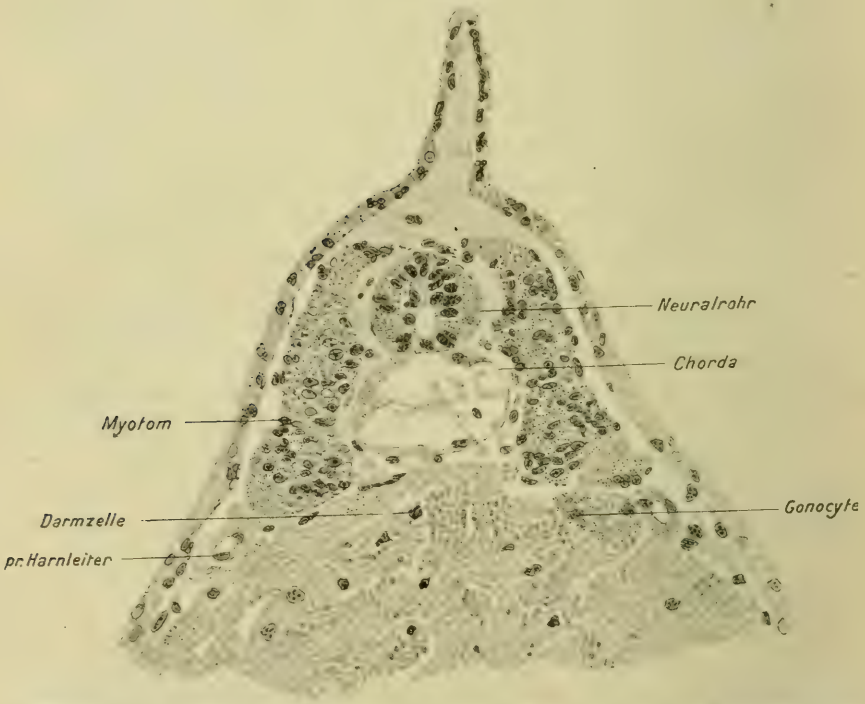
Ich beginne meine Darstellung über die Entwicklung der Genitalzellen mit der Beschreibung desjenigen Stadiums, bei dem zuerst die Genitalzellen deutlich nachweisbar waren.

Fig. 1.



Querschnitt durch Embryo von *Triton taen.* von 6,06 mm Länge, in der Höhe des 5. Spinalganglions zur Demonstration der Lage der Gonocyten. Vergr. 45.

Fig. 2a.



Querschnitt durch Embryo von *Triton taen.* von 6,06 mm Länge, in der Höhe des 13. Spinalganglions. Die Gonocyte liegt rechts neben dem primären Harnleiter zwischen den Darmzellen. Vergr. ca. 169.

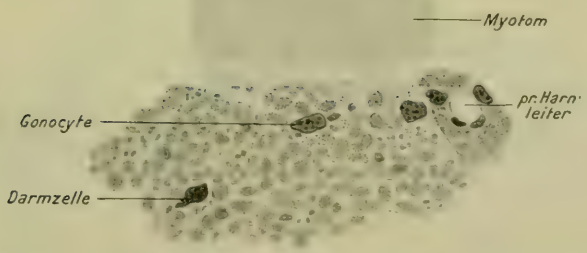
Triton taeniatus 4,718/4,3 mm lang, 7 Spinalganglionpaare.

Der Embryo wurde aus der Eihülle herauspräpariert. Er war noch gekrümmt. Die Kiemen- und vordere Extremitätenanlage sind als kleine Knospen sichtbar.

Auf dem Querschnitt (Fig. 1) sehen wir folgende Verhältnisse: Unter dem geschlossenen Neuralrohr liegt die Chorda, unter ihr die Aorta, welche mit ihrer ventralen Peripherie an die dorsale Darmwand angrenzt. Die primären Harnleiter liegen lateral und ventral vor den Myotomen, dem Körperepithel genähert. Die Seitenplatten umgeben den Darm und reichen nur bis zum lateralen Rande der primären Harnleiter; ihre Blätter schließen dicht aneinander.

An der ventralen Seite des Darmes sieht man zwischen Entoderm und dem inneren Blatt der Seitenplatten Blutlakunen. Die primären Harnleiter enden blind, bevor sie den Enddarm erreichen. Alle Gewebszellen sind dotterhaltig. Die Gonocyten liegen in der dor-

Fig. 2b.



Teil des Querschnittes der Fig. 1. Die Gonocyte ist durch ihren Kern und die zwischen den Dotterplättchen verstreuten Körnchen von den Darmzellen zu unterscheiden. Vergr. 275.

salen Darmwand des letzteren Körperdrittels. Sie finden sich in Form von Zellen ohne deutliche Zellgrenzen zwischen den anderen ebenfalls undeutlich begrenzten Darmzellen und sind daran zu erkennen, daß sie sich von letzteren nach außen zu abheben (Fig. 2a u. b). Sie unterscheiden sich von den anderen Darmzellen durch folgende Merkmale: ihr Kern ist rund und etwas blasser gefärbt, während der der Darmzellen gewöhnlich polyëdrisch ist und stärkere Tinktion zeigt. Zwischen den in den Gonocyten reichlich vorhandenen Dotterplättchen liegen unregelmäßig verstreut kleine Körnchen, die nur

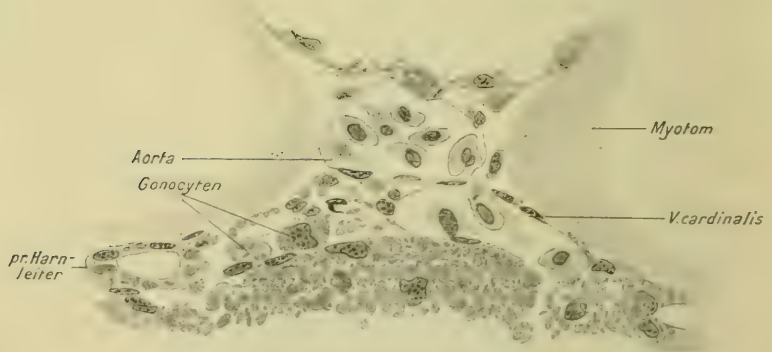
wenigen Darmzellen zukommen. Diese Körnchen, die sich in ihrer Färbbarkeit von dem Kern und den Dotterplättchen unterscheiden (s. unten S. 611), waren auch in den Zellen der primären Harnleiter und den Muskelzellen zu sehen.

Daß die durch die eben aufgezählten Merkmale von den übrigen Darmzellen sich unterscheidenden Zellen in der Tat Gonocyten sind, ergab die Verfolgung der Entwicklung dieser Zellen auf Schnittserien weiterer Stadien. Ich zählte 33 solcher Gonocyten. Ihre lineare Verbreitung entspricht einer Länge von 1380 μ, sie beginnen hinter dem 5. Spinalganglionpaar und hören in einer Entfernung von 600 μ vom After auf.

Triton taeniatus 6,068/4,425 mm lang, 13 Spinalganglionpaare.

Im Bereich der Vorniere hat sich die Leibeshöhle ziemlich er-

Fig. 3.



Querschnitt durch hintere Gonocytenregion der Larve von *Triton taen.* von 6,85 mm Länge, in der Höhe des 9. Spinalganglions. Die Gonocyten liegen über dem Darm. Vergr. ca. 259.

weitert, sonst zeigt das Stadium die gleichen Verhältnisse, wie das vorhergehende.

In der hinteren Region des Körpers bilden die Gonocyten die im I. Stadium beschriebenen Erhebungen über die dorsale Darmperipherie. Dagegen verändert sich das Bild cranialwärts insofern, als sich die Gonocyten immer mehr von der Darmwand abheben, um schließlich am cranialen Ende der Genitalzone, deutlich von den Darmzellen abgegrenzt, diesen nur noch aufzuliegen. In bezug auf ihren Kern und Inhalt zeigen die losgetrennten Gonocyten gegenüber dem I. Stadium keine Veränderung (Fig. 3).

Die Bildung und Abschnürung der Gonocyten erfolgt an den-

jenigen Stellen der Darmwand, die rechts und links zwischen Aorta und primären Harnleitern liegen (Fig. 4). Bei einigen Embryonen dieses Stadiums, sowie bei Embryonen späterer Stadien beteiligt sich an der Gonocytenbildung auch die mediane Partie der Darmwand, da jetzt zwischen ihr und Aorta ein Zwischenraum vorhanden ist.

Ich zählte bei diesem Embryo 50 Gonocyten. Ihre lineare Verbreitung entspricht hier einer Länge von 1700 μ und beginnt hinter dem 6. Spinalganglionpaar, um 250 μ vom After entfernt aufzuhören.

Fig. 4.

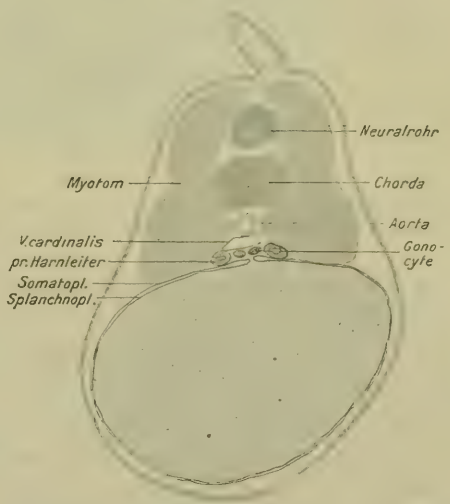
Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 6,85 mm Länge in der Höhe des 13. Spinalganglions, zur Demonstration der Lage der Gonocyten. Vergr. 45.

Triton taeniatus 6,85/4,6 mm lang, 13 Spinalganglionpaare.

Der Dotterreichtum der Nerven-, Muskel- und Chordazellen hat stark abgenommen; unter der Aorta haben sich die beiden Venae cardinales ausgebildet; die primären Harnleiter liegen mehr median und münden in den Enddarm.

Die Gonocyten zeigen dieselben Verhältnisse wie beim vorhergehenden Embryo, d. h. sie sind von der dorsalen Darmwand abgetrennt und liegen dicht über derselben; weiter caudalwärts kommen wir in das Gebiet, wo sie erst in der Lostrennung von der Darmwand begriffen sind.

Fig. 5.



Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 7,123 mm Länge in der Höhe des 9. Spinalganglions, zur Demonstration der Lage der Gonocyten. Vergr. 45.

Ihre lineare Verbreitung ist von 1990 μ Länge, beginnt hinter

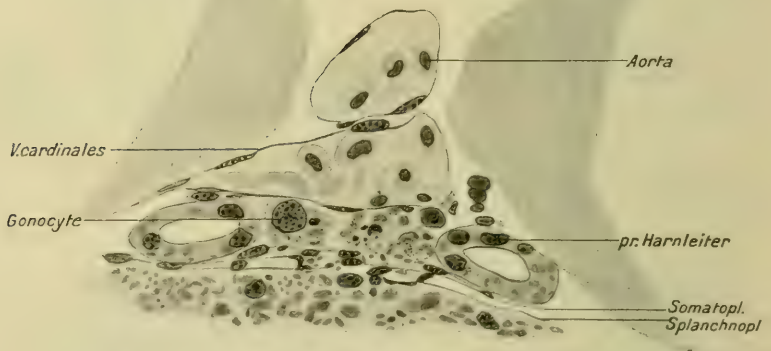
dem 5. Spinalganglionpaar und endet in einer Entfernung von 500 μ vor dem After. Die Zahl der Gonocyten beträgt 40.

Triton taeniatus 7,123/4,875 mm lang, 21 Spinalganglionpaare.

Dieses Stadium ist durch das Auftreten der äußeren Kiemen charakterisiert.

Auf dem Querschnitt sehen wir, daß die Seitenplatten zwischen den primären Harnleitern und den Venae cardinales einerseits und der Darmwand andererseits medianwärts vorwachsen. Die Muskel-

Fig. 6.



Querschnitt durch *Triton taen.* von 7,123 mm Länge. Die medianwärts wachsenden Seitenplatten trennen die Gonocyten von der Darmwand ab. Vergr. etwa 259.

und Nervenzellen haben fast vollständig ihre Dotterplättchen resorbiert (Fig. 5).

Da die medianwärts vorwachsenden Seitenplatten sich eng der Darmwand anschmiegen, werden die Gonocyten von dieser abgedrängt und kommen auf die Somatopleura zu liegen (Fig. 6).

Auch hier finden wir wieder caudalwärts Verhältnisse früherer Stadien, d. h. die Seitenplatten reichen hier nicht so weit medianwärts und die Gonocyten weisen die aus den ersten Stadien bekannten Lage- und Strukturverhältnisse auf.

Die vorliegenden Gonocyten zeigen jetzt in ihrem Kern Nucleolen, die Tinktionsfähigkeit des Kernes nimmt ab. Der Gehalt an Dotterplättchen ist geringer. Die bei der Beschreibung der Gonocyten des I. Stadiums erwähnten, zwischen den Dotterplättchen ge-

legenen Körnchen zeigen die gleiche Größe, sind jetzt aber deutlicher geworden und treten in größerer Anzahl auf.

Die lineare Verbreitung der Gonocyten entspricht 1695 μ Länge, sie beginnen hinter dem 6. und enden in der Höhe des 14. Spinalganglionpaares.

Zahl der Gonocyten 90.

Triton taeniatus 8,138/5,92 mm lang, 25 Spinalganglionpaare.

Auf diesem Stadium sind die vorderen Extremitäten schon frei. In der vorderen Hälfte des Embryo besitzt der Darm ein geräumiges Lumen, obschon die Darmwand noch sehr dotterreich ist. Auch ist in dieser Region das Cölom wohl ausgebildet. Weiter caudalwärts in der Region der Gonocyten sind die Verhältnisse im Vergleich zu früheren Stadien insofern verändert, als die Seitenplatten median sich noch mehr einander genähert haben. Die beiden Blätter der Seitenplatten liegen in dieser Region einander noch dicht an.

Die Gonocyten liegen über der Somatopleura, ganz hinten einige noch über dem Darme. Ihre Kerne zeigen deutlich 1—2 Nucleolen; die Dotterplättchen sind resorbiert, die Körnchen waren bei diesem mit Heidenhainschem Hämatoxylin gefärbten Embryo nicht zu sehen.

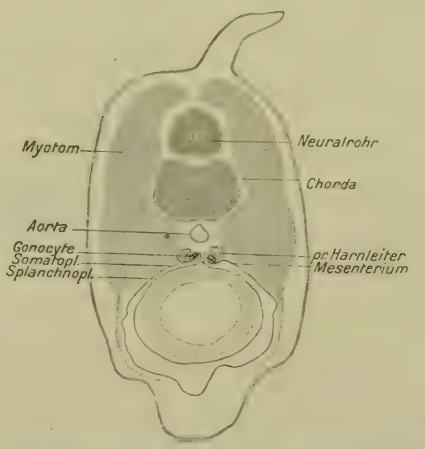
Die lineare Verbreitung reicht vom 8. bis zum 16. Spinalganglionpaar und hat eine Länge von 1935 μ.

Die Zahl der Gonocyten beträgt 88.

Triton taeniatus 8,275/4,85 mm lang, 24 Spinalganglionpaare.

Die Seitenplatten haben sich in der Mittellinie getroffen. Im übrigen wiederholen sich die Verhältnisse des vorhergehenden Stadiums. Auch hier sind noch einige Gonocyten über der Darmwand vorhanden (Fig. 7). Es sind 68 Gonocyten auf einer Strecke von 1490 μ Länge, die vom 8. bis zum 15. Spinalganglionpaar reicht.

Fig. 7.



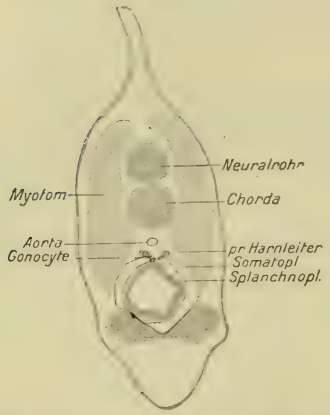
Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 9,60 mm Länge in der Höhe des 9. Spinalganglions, zur Demonstration der Lage der Gonocyten. Vergrößerung 25.

Triton taeniatus 8,88/5,825 mm lang, 31 Spinalganglionpaare.

Das Stadium ist durch die Urnierenanlage charakterisiert.

Die Darmwand stellt ein cylindrisches Darmepithel dar. Die Seitenplatten enthalten nun auch in der Gonocytenregion ein deutliches Cölom. Das dorsale Mesenterium ist ziemlich kurz. Die Ausbildung des dorsalen Mesenteriums wird von einer Verlagerung der Gonocyten begleitet. Die Gonocyten, die über der Somatopleura, zwischen den primären Harnleitern lagen, gehen nunmehr über der Radix Mesenterii lateralwärts auseinander. Sie befinden sich jetzt, der Somatopleura dicht anliegend, jederseits zwischen dem primären Harnleiter und der Radix Mesenterii (Fig. 8).

Fig. 8.

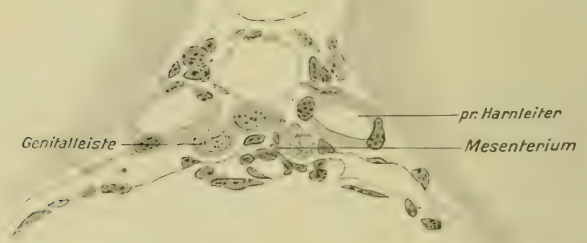


Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 12,17 mm Länge in der Höhe des 14. Spinalganglions, zur Demonstration der Lage der Gonocyten. Vergr. 25.

Caudalwärts treffen wir die gleichen Verhältnisse wie auf früheren Stadien an: so liegen 6 Gonocyten über der Radix Mesenterii, 2 noch über der Darmwand, weitere 6 zwischen den Blättern des dorsalen Mesenteriums (Fig. 9).

Diese sukzessive Aufeinanderfolge der Stadien bei einem Em-

Fig. 9.



Querschnitt durch hintere Gonadenregion der Larve von *Triton taen.* von 9,60 mm Länge in der Höhe des 11. Spinalganglions. Die Gonocyten bilden die paarige Genitalleiste. Vergr. 276.

bryo in der Lage der Gonocyten erscheint mir im Hinblick auf die Feststellung ihrer Herkunft insofern wertvoll, als wir sehen, daß sich Gonocyten auch dann noch über dem Darm befinden, wenn die Seitenplatten bereits (weiter vorn) zur Bildung des Mesenteriums

zusammengetreten sind, so daß die Gonocyten das Mesenterium passieren müssen, um an die Stellen der späteren Genitalanlagen zu gelangen.

Die Gonocyten unterscheiden sich jetzt scharf von allen anderen Zellen, auch von den jetzt hochcylindrischen dotterarmen Darmzellen. Ihr großer, blasser Kern zeigt 1—2 Nucleolen; im Protoplasma findet man zuweilen noch Dotterplättchen; die jetzt im Protoplasma liegenden Körnchen zeigen das gleiche Aussehen wie früher.

Die lineare Verbreitung der Gonocyten beträgt 1830 μ, beginnt in der Höhe des 9., endet hinter dem 16. Spinalganglionpaar.

Zahl der Gonocyten 88.

Ich resümiere kurz die Ergebnisse obiger Beobachtungen.

Die ersten Gonocyten, die ich als solche erkennen konnte, lagen zwischen den Zellen der dorsalen Darmwand, hoben sich etwas ab und besaßen einen runden Kern, waren sehr dotterhaltig und enthielten zwischen den Dotterplättchen zerstreut kleine Körnchen. Dann trennten sich die Gonocyten von der Darmwand und kamen dorsal über ihr zu liegen. Inzwischen schoben sich die linke und rechte Seitenplatte, die bis dahin nur bis zum lateralen Rande der primären Harnleiter reichten, sich dem Darme dicht anschmiegend, gegen die Mittellinie vor, wodurch die dem Darm aufruhenden Gonocyten von letzterem getrennt wurden und über der Somatopleura zu liegen kamen. Die Gonocyten sammelten sich weiterhin rechts und links von der Radix Mesenterii an der Somatopleura zur Bildung der beiden Genitalanlagen an. Die Gonocyten haben inzwischen ihre definitive Ausgestaltung erreicht, m. a. W.: ihr Kern ist groß, enthält 1—2 deutliche Nucleolen, das Protoplasma entbehrt der Dotterplättchen.

Diesen ganzen Entwicklungsprozeß konnte ich nicht nur an aufeinanderfolgenden Stadien verschiedenaltriger Embryonen, sondern auch in verschiedenen Regionen eines und desselben Embryos verfolgen. Die vorgerückten Stadien waren die immer weiter cranialwärts gelegenen, während diejenigen der hinteren Region stets weniger fortgeschrittene Verhältnisse aufwiesen.

Die Ausgestaltung der Gonocyten vom Stadium ihrer Ankunft an den Stellen der späteren Genitalanlagen an soll in dem Abschnitte über die Entwicklung der Genitalleiste und Genitalfalte besprochen werden. Es sei jedoch erwähnt, daß auch auf diesen später zu behandelnden Stadien die Wanderung der Gonocyten durch das Me-

senterium noch zu verfolgen ist. Ob die letzterwähnten Gonocyten auch wirklich sämtlich an der Bildung der Genitalanlage teilnehmen bzw. an die Bildungsstätten der Genitalanlage gelangen, konnte ich nicht entscheiden.

Im Folgenden sollen meine Befunde über die erste Entstehung der Gonocyten mit denjenigen anderer Forscher verglichen werden. Wie Allen für *Rana pipiens*, King für *Bufo lentiginosus* und Kuschakewitsch für *Rana esculenta* konstatierte auch ich einen entodermalen Ursprung der Gonocyten. Eine Abtrennung der Gonocyten von der dorsalen Darmwand in Form einer medianen Leiste, wie dies genannte Forscher schildern, konnte ich jedoch nicht beobachten. Ich sah die Gonocyten sich immer nur einzeln loslösen. Da die Loslösung der Gonocyten von ihrem Mutterboden bei dem gleichen Tiere verschieden auftreten kann, muß in der Art der Loslösung ein unwesentlicher Vorgang gesehen werden.

Von den Autoren, die über einen mesodermalen Ursprung der Gonocyten berichten, leiten Dustin, Schapitz und Spehl und Polus die Gonocyten von dem Mesodermstiel bzw. vom Gonotom (nach Dustin und Schapitz) ab. Bouin sieht, wie bereits oben erwähnt, zwei Möglichkeiten der Gonocytenabstammung: entweder sind sie entodermalen Ursprungs, wobei die Entodermzellen in die der Genitalanlage entsprechende Region einwandern, oder sie sind mesodermaler Herkunft. Über diese Herkunft äußert er sich, wie folgt: »Il se peut également que les cellules mésenchymateuses et les cellules péritoneales de la région considerée se sont chargées de plaquettes vittelines d'une manière très précoce.« Bouin entscheidet sich nun für diese zweite Möglichkeit, obschon er keine Gründe anführt, die für eine sekundäre Beladung der Mesenchym- und Peritonealzellen mit Dotterplättchen sprechen würden.

Bezüglich der Merkmale der Gonocyten stimmen Bouin, Dustin, Schapitz, Spehl und Polus mit Allen, King, Kuschakewitsch und mir insofern überein, als sie die Ähnlichkeit der Gonocyten mit den Entodermzellen konstatieren. Unverständlich bleibt mir die nach Bouin und Dustin starke Beladung der Mesodermzellen, die zu Gonocyten werden, mit Dotterplättchen (plaquettes vitellines), die wieder resorbiert werden sollen. Soviel ich den Zeichnungen Dustins entnehme, entsprechen die in ihnen dargestellten Verhältnisse in jeder Hinsicht denjenigen, die ich bei *Triton taeniatus* feststellen konnte. Auf den von ihm abgebildeten jüngsten Stadien von *Triton alpestris* zeigt sich ein erheblicher Unterschied zwischen den Go-

nocyten und den Seitenplattenzellen. Nun fand ich bei *Triton taeniatus* auf Stadien, auf denen noch keine Gonocyten zu unterscheiden waren, also noch jüngeren, ebenfalls einen großen Unterschied zwischen den Entodermzellen und den Zellen der Seitenplatten. Da nun die Stadien, die Dustin untersuchte, mit den von mir untersuchten, dem Alter nach entsprechenden, vollständig parallel gehen, so darf ich annehmen, daß Dustin auch in bezug auf die von ihm vernachlässigten früheren Stadien den meinigen parallele Resultate erhalten hätte. Ich hebe diesen Umstand hervor, da Dustin auf Grund seiner Ansicht von einer sekundären Beladung der Gonocyten mit Dotterplättchen für die Gonocyten auf früheren Stadien einen geringeren Unterschied zwischen Gonocyten und Seitenplattenzellen postulieren muß.

Damit wird seine und die Bouinsche Dotterbeladungshypothese hinfällig. Wenn Bouin zugunsten einer mesodermalen Gonocytenabstammung die Tatsache ins Feld führt, daß später die Peritonealepithelzellen sich in Gonocyten umwandeln, so ist dem m. E. kein Gewicht beizulegen, da wir es hier zweifellos mit einem sekundären Bildungsmodus zu tun haben. Auch Kuschakewitsch und ich selbst fanden diese spätere Entstehung der Gonocyten aus den Peritonealzellen.

Ferner werden von Dustin, Schapitz und Kuschakewitsch noch besondere »Pigmentkörnchen« zwischen den Dotterplättchen, als distinkte Bestandteile der Gonocyten, angegeben. Auch ich fand ähnliche Körnchen. Um mir über die Natur dieser Körnchen Klarheit zu verschaffen, wandte ich noch die Bendasche Fixierungs- und Färbungsmethode an, da ich in ihnen den Mitochondrien verwandte Gebilde vermutete. Ich fixierte mit Zenkerscher Flüssigkeit und Sublimatpikrinsäure, färbte hierauf mit Parakarmin und Indigopikrokarmin. Die so behandelten Körnchen wiesen eine gelblich-braune Farbe auf. Mit Hämatoxylin-Eosin behandelt, erschienen sie etwas heller. Osmiumpräparate zeigten: mit Alizarin-Kristallviolett gefärbt, eine blaue (die Dotterplättchen bräunliche), mit einer Dreifachfärbung (nach Stöhr) eine gelb-braune (die Kerne der Gonocyten rötlich-blau, Nucleolen hellbraun und Dotterplättchen wasserhell), mit Heidenhainschem Hämatoxylin-Eosin eine blauschwarze (wie auch die Kerne der Gonocyten und die Dotterplättchen) und endlich ungefärbt eine bräunliche Farbe (der Dotter war blau-schwarz, Kerne der Gonocyten hellgelb, Nucleolen etwas dunkler). Diese Reaktion auf die verschiedenen Farbstoffgemische entspricht nun nicht der-

jenigen typischer Mitochondrien. Somit können diese Gebilde nicht als Mitochondrien angesehen werden und bleibt ihre Natur für mich problematisch.

Es sei noch erwähnt, daß die Körnchen bei jungen Embryonen nicht nur in den Gonocyten vorkommen. Ich habe sie auch in Muskelzellen, Nervenzellen und Zellen der primären Harnleiter gesehen; doch verschwinden sie in allen diesen Zellen ziemlich früh, relativ am spätesten in den Zellen der primären Harnleiter, während sie in den Gonocyten auch später noch wahrzunehmen sind.

Da die Körnchen in den Muskelzellen zweifellos Mitochondrien sind, was aus dem Umstand erschlossen werden kann, daß sie später verschwinden (was bekanntlich mit ihrer Umwandlung in Myofibrillen in Zusammenhang gebracht wird), so ist es wohl nicht ausgeschlossen, daß, da die Körnchen in den Gonocyten eine mit denjenigen der Muskelzellen vollständig übereinstimmende Tinktion zeigen, sie ebenfalls Mitochondrien darstellen.

Entwicklung der Genitalleiste und Genitalfalte.

Triton taeniatus 8,245/4,85 mm lang, 24 Spinalganglionpaare.

Auf diesem Stadium erhalten die Muskel-, Nerven- und Chordazellen keine Dotterplättchen. Die Seitenplatten haben den Darm vollständig umwachsen und berühren sich in der Mittellinie. Die Somato- und Splanchnopleura liegen dicht beieinander.

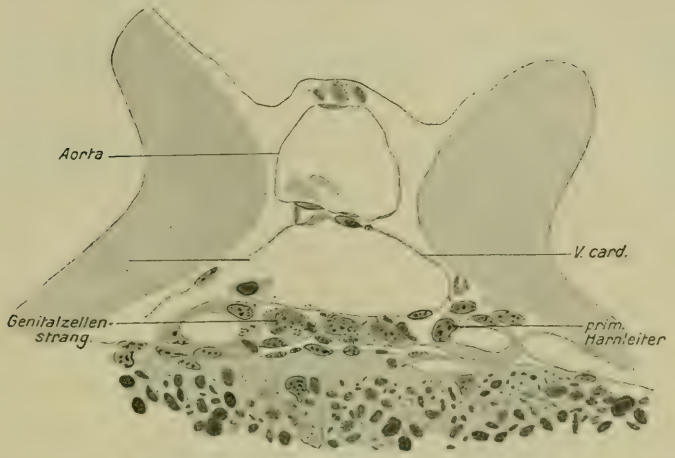
Schon im Stadium von 7,163/4,875 mm Länge waren die Gonocyten infolge Umwachsung des Darmes durch die Seitenplatten weiter dorsalwärts vom Darme zu liegen gekommen, und zwar unter die Vena cava inferior. Bei diesem Embryo bilden die Gonocyten unter der Vena cava inferior, zwischen den beiden primären Harnleitern eine breite, dünne Platte (Fig. 10).

Die unpaare Genitalanlage von 1490 μ Länge beginnt hinter dem 8., endet hinter dem 15. Spinalganglionpaar und enthält 68 Gonocyten.

Hinter dem 12. Spinalganglionpaar sind die Verhältnisse insofern andere, als die Seitenplatten nicht so weit dorsalwärts reichen und die Gonocyten noch näher der Darmwand liegen.

Die Gonocyten sind noch mit Dotterplättchen beladen; ihr Protoplasma enthält viele Körnchen. Sie unterscheiden sich wenig von denen des 7,163/4,875 mm langen Stadiums.

Fig. 10.



Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 8,245 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Die Gonocyten bilden über den Seitenplatten den sog. Genitalzellenstrang. Vergr. 275.

Triton taeniatus 8,88/5,825 mm lang, 31 Spinalganglionpaare.

Auf diesem Stadium sehen wir den Beginn der Entstehung des dorsalen Mesenteriums. Zwischen den Blättern der Seitenplatten tritt das Cölom auf. Der Darm zeigt ein geräumiges Lumen. Die ausgezogenen cylindrischen Darmepithelzellen enthalten viele Dotterplättchen. In den Muskel- und Nervenzellen, sowie in den Zellen der primären Harnleiter sind einige Körnchen zu sehen, die denen der Gonocyten ähnlich sind. Auch läßt sich die erste Urnierenanlage als eine Ansammlung von Zellen über den primären Harnleitern erkennen.

Durch die Ausbildung des dorsalen Mesenteriums verliert die Genitalanlage ihren unpaaren Charakter, ohne jedoch schon ausgesprochen paarig zu sein. In Fig. 9 sehen wir einen Teil der Gonocyten sich zu beiden Seiten der Radix Mesenterii der Leibeswand anlegen, während andere Gonocyten ihre frühere mediane Lage nunmehr über der Radix Mesenterii beibehalten. Dieses Bild entspricht den Verhältnissen der vorderen Region der Genitalanlage, die sich in cranio-caudaler Richtung entwickelt. Deshalb sehen wir in der hinteren Region dieselben Verhältnisse wie auf dem Stadium 8,245/4,83 mm Länge. Auch sind Gonocyten innerhalb des dorsalen Mesenteriums zu sehen.

Die Gonocyten enthalten keine Dotterplättchen, dagegen viele

Körnchen. Im Kern sind manchmal 1—2 Nucleolen sichtbar; er ist nicht immer von ovaler Form, sondern zuweilen nierenförmig.

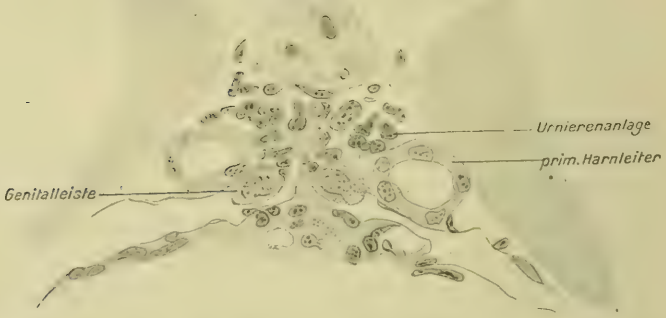
Die Genitalanlage ist 1840 μ lang, sie beginnt in der Höhe des 9., endet hinter dem 16. Spinalganglionpaar und enthält 88 Gonocyten.

Triton taeniatus 9,60/5,40 mm lang, 26 Spinalganglionpaare.

Dieses Stadium entspricht im allgemeinen dem vorhergehenden, nur ist das Cölom etwas geräumiger geworden.

Die Gonocyten, die auf dem vorhergehenden Stadium zu beiden

Fig. 11.



Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 9,60 mm Länge in der Höhe des 8. Spinalganglions. Die paarige Genitalleiste. Vergr. 276.

Seiten der Radix Mesenterii lagen, stülpen das Peritonealepithel vor und bilden im Winkel zwischen Somatopleura und Radix Mesenterii jederseits einen kleinen Vorsprung — die paarige Genitalleiste (Fig. 11).

Die Gonocyten, die über der Radix Mesenterii lagen, haben sich den Gonocyten der beiden Genitalleisten genähert.

Weiter hinten liegen diese Gonocyten noch über der Radix Mesenterii.

Die die Gonocyten umgebenden Peritonealepithelzellen sind in dieser Region höher.

Die Gonocyten zeigen den gleichen Habitus wie bei dem 8,88/5,825 mm langen Stadium. Die Genitalleiste beginnt rechts hinter dem 6., endet hinter dem 12. Spinalganglion, ist 1550 μ lang und enthält 35 Gonocyten.

Links beginnt sie in der Höhe des 7., endet hinter dem 12. Spinalganglion, ist 1450 μ lang und enthält 31 Gonocyten.

10 Gonocyten liegen median über der Radix Mesenterii.

Triton taeniatus 9,61/5,6 mm lang, 32 Spinalganglionpaare.

Dieses Stadium zeigt die gleiche Entwicklungshöhe wie das vorhergehende.

Das dorsale Mesenterium streckt sich in die Länge (Fig. 12).

Die paarige Genitalleiste stülpt sich mehr in die Leibeshöhle

Fig. 12.

Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 9,01 mm Länge in der Höhe des 9. Spinalganglions. Die Leibeshöhle wird auch in der Gonadenregion geräumiger. Vergr. 276.

vor. Sie beginnt jederseits in der Höhe des 7. und zieht kontinuierlich bis zum 13. Spinalganglion, woselbst sie verschwindet.

Die Genitalleiste rechts ist 1537,5 μ lang und enthält 49 Gonocyten, links 1357,5 μ lang und 36 Gonocyten.

Es sind außer den Gonocyten in der Genitalleiste noch 16 extraregionäre Gonocyten vorhanden.

Caudalwärts von der Genitalleiste liegen letztere bis zur Anusgegend zerstreut. 6 derselben liegen im dorsalen Mesenterium, 1 an der Splanchnopleura, 5 an der Stelle des früheren Genitalzellstranges und 4 am Peritonealepithel neben der Radix Mesenterii.

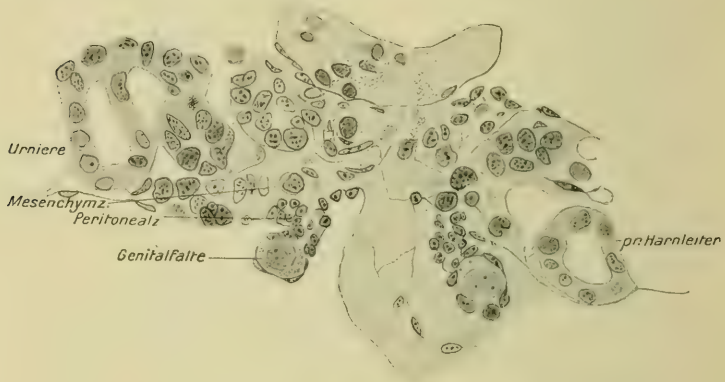
Die Gonocyten zeigen 1—2 Nucleolen; im Protoplasma sieht man die Körnchen, die in einzelnen Gonocyten zu kleinen Klümpchen vereinigt sind. Das Peritonealepithel der Genitalleiste ist da,

wo es die Gonocyten umgibt, abgeflacht, im übrigen aber cylindrisch. Manche Peritonealepithelzellen zeigen um ihren dunklen Kern herum Körnchen, die den im Protoplasma der Gonocyten gefundenen äußerst ähnlich sind.

Triton taeniatus 12,24/7,073 mm lang, 34 Spinalganglionpaare.

Auf diesem Stadium zeigt die Urnierenanlage den Beginn der rasch fortschreitenden Gliederung in die Urnierenkanälchen. Letztere liegen unter der Aorta und verdrängen die primären Harnleiter lateralwärts. Die Genitalleiste hat sich jetzt in die Leibeshöhle weit

Fig. 13.



Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 12,86 mm Länge in der Höhe des 9. Spinalganglions. Die paarige Genitalfalte. Links sieht man eine Ansammlung von Peritonealzellen in die Genitalfalte einwandern (s. r.). Vergr. c. 259.

vorgestülpt. Das sie umgebende Peritonealepithel bildet ein Aufhängeband.

An dieser von nun an als Genitalfalte zu bezeichnenden Genitalleiste kann man 2 Teile unterscheiden: einen angeschwollenen distalen, in dem die Gonocyten liegen, und einen verlängerten proximalen, den Stiel der Genitalfalte, der eine Duplicatur des Peritoneums darstellt.

Die Peritonealepithelzellen des Stiels sind cylindrisch, diejenigen des angeschwollenen distalen Teiles abgeflacht.

An der Stelle, an der das Peritonealepithel in das des Stiels der Genitalfalte übergeht, teilen sich seine Zellen und dringen durch den Stiel in die Genitalfalte ein. Zuweilen bilden die so entstandenen Zellen vor ihrer Einwanderung in die Genitalfalte größere Ansammlungen (Fig. 13).

Auf einigen Schnitten finden wir in dem Stiel der Genitalfalte, zwischen den beiden Peritonealepithellamellen eine mittlere Reihe von lose aneinander gefügten Peritonealzellen. Diese repräsentieren die erste Anlage der Genitalstränge (Fig. 14).

Solcher Anlagen waren in cranio-caudaler Richtung 3 vorhanden.

Fig. 14.

Querschnitt durch hintere Gonadenregion von *Triton taen.* von 12,24 mm Länge. Die Längsreihe der Peritonealzellen in dem Stiel der Genitalfalte als erste Genitalstranganlage. Vergr. 276.

Fig. 15.

Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 12,24 mm Länge in der Höhe des 11. Spinalganglions. Die Gonocyten sind voneinander durch Peritonealzellen getrennt. Vergr. 180.

Auf dem Querschnitte der Genitalfalte sieht man 2—3 Gonocyten, die durch Peritonealzellen voneinander getrennt sind (Fig. 15).

Die Existenz der Nucleolen läßt sich nicht bei allen Gonocyten nachweisen; das Chromatin der Gonocytenkerne ist in gröbere Körnchen zerfallen. Bei einigen Gonocyten ist der Kern gelappt. Die Körnchen im Protoplasma der Gonocyten beginnen aus den Zellen ausgestoßen zu werden; sie sind zu Klümpchen vereinigt und liegen oft an der Peripherie der Gonocyten. Das weitere Schicksal dieser

Körnchen konnte ich nicht verfolgen. Ich vermute, daß sie einer Resorption anheimfallen.

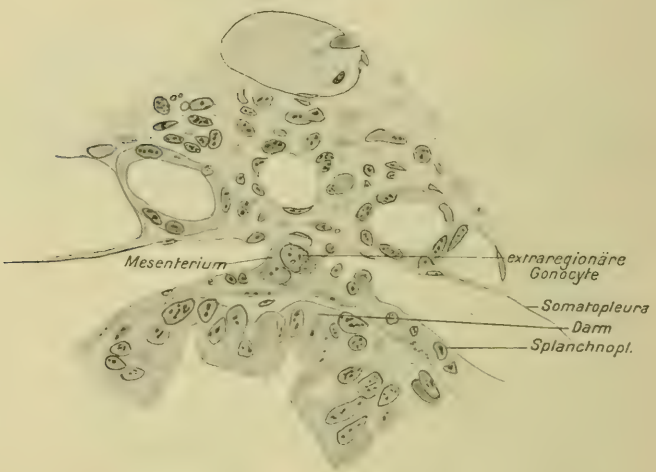
Die Genitalfalte ist rechts 2362,5 μ lang, sie beginnt in der Höhe des 7., zieht kontinuierlich bis zum 13. Spinalganglion und enthält 110 Gonocyten.

Die linke Genitalfalte von 2875,5 μ Länge beginnt hinter dem 6., endet in der gleichen Höhe wie die rechte und enthält 110 Gonocyten.

4 Gonocyten sind in mitotischer Teilung begriffen.

42 extraregionäre Gonocyten kommen zerstreut hinter der Geni-

Fig. 16.



Querschnitt durch die Region hinter der Genitalfalte der Larve von *Triton taen.* von 12,24 mm Länge in der Höhe des 13. Spinalganglions. Die extraregionären Gonocyten liegen im dorsalen Mesenterium. Vergr. 180.

talfalte bis in die Gegend des Anus vor und behalten die Lage derjenigen des Stadiums von 9,61/5,6 mm Länge (Fig. 16).

Triton taeniatus 12,86/6,487 mm lang, 36 Spinalganglionpaare.

Die Genitalfalte zeigt in ihrem ganzen Verlauf verschiedene Abschnitte, nämlich einen cranialen, der keine Gonocyten enthält und nur aus Peritoneallamellen besteht, einen größeren mittleren, in dem die Gonocyten liegen und endlich einen caudalen, der wiederum keine Gonocyten enthält und dem cranialen ähnelt.

Der von Felix (1906) vorgeschlagenen Nomenklatur folgend, werden wir diese Abschnitte als progonalen, gonalen und epigonalen Abschnitt unterscheiden.

Der progonale Abschnitt erscheint als eine schmale Falte des Peritoneums, dessen Zellen cylindrisch sind.

Im gonalen Abschnitte ist die Genitalfalte breiter. Hier liegen die Gonocyten innerhalb eines Plattenepithels. Sie unterscheiden sich ihrem Aussehen nach von denen der jüngeren Embryonen nicht.

Der epigonale Abschnitt zeigt dasselbe Bild wie der progonale.

Auf diesem Stadium lassen sich außer den Peritonealzellen, die im Innern des gonalen Abschnittes die Gonocyten voneinander trennen, noch solche unterscheiden, welche nicht in unmittelbarer Nähe der Gonocyten liegen. Letztere zeigen, verglichen mit den ersteren, ein größeres Volumen.

Die Genitalfalte, die jetzt 2122,5 μ lang ist, beginnt rechts hinter dem 5., endet in der Höhe des 12. Spinalganglions und enthält 51 Gonocyten.

Links ist die Genitalfalte 2010 μ lang; sie beginnt in der Höhe des 6., endet in der Höhe des 12. Spinalganglions und enthält 44 Gonocyten.

3 Gonocyten befanden sich in mitotischer Teilung.

Von extraregionären Gonocyten sind 3 zu beobachten.

Die Länge der einzelnen Abschnitte beträgt:

Progonaler Abschnitt	450 μ lang r.,	330 μ l.
gonaler -	1305 μ - -	1380 μ -
epigonaler -	367,5 μ - -	300 μ -.

Triton taeniatus 11,5/6,2 mm lang, 35 Spinalganglionpaare.

Dieses Stadium ist charakterisiert durch den Beginn der Anlage der hinteren Extremitäten, die in Form deutlicher Höcker auftreten.

Die Genitalfalte ist jederseits breiter geworden. Auf dem Querschnitt ist die Zahl der Gonocyten ungefähr die gleiche wie früher, dagegen haben die eingelagerten Peritonealzellen an Zahl beträchtlich zugenommen. Einige der letzteren (vgl. Fig. 17 die beiden links dem Peritonealepithel anliegenden großen Zellen) sind größer als die Peritonealzellen, die die Gonocyten voneinander trennen, sogar größer als die sich zur Teilung anschickenden Peritonealzellen. Wie wir später sehen werden, nehmen diese Peritonealzellen allmählich die Gestalt und Größe der ruhenden Gonocyten an. Schon auf diesem Embryonalstadium sind sie blasser als die anderen Peritonealzellen. Die Genitalfalte zeigt in ihrem gonalen Abschnitte Einschnürungen und Anschwellungen, die aber keinen gleichen Intervallen folgen,

eine Erscheinung, die jedoch nur wenigen von mir untersuchten Individuen zukommt und der für die uns hier interessierenden Fragen wohl keine weitere Bedeutung beizumessen ist.

5 Gonocyten befinden sich in Teilung, die übrigen sind von zweierlei Art: bei den einen ist der Kern ovoid, mit grob- oder feinkörnigem, regelmäßig verteiltem Chromatin, seltener mit Nucleolen, bei den anderen ist der Kern stark gelappt oder in einzelne Stücke zerfallen, ohne deutliche Struktur und deutliche Membran (Fig. 18). Zuweilen liegt eine solche Gonocyte mit zerklüftetem Kern als nacktes Klümpchen extraperitoneal.

Fig. 17.

Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 12,11 mm Länge. Rechts in der Genitalfalte 2 Gonocyten in Teilung; in der linken 2 große Peritonealzellen, die sich später in sekundäre Gonocyten umwandeln. Vergr. etwa 169.

Die rechte Genitalfalte beginnt in der Höhe des 7., endet in der Höhe des 12. Spinalganglions, ist 1495 μ lang und enthält 56 Gonocyten.

Links ist sie 1515 μ lang, liegt in derselben Höhe wie die rechte und enthält 73 Gonocyten.

Extraregionäre Gonocyten sind nicht mehr vorhanden.

Progonaler Abschnitt	220 μ lang	r.,	382,5 μ l.
gonaler -	1132,5 μ -	-	982,5 μ -
epigonaler -	142,5 μ -	-	150 μ -.

Da auf diesem Stadium die später zugrunde gehenden und

abortierten Gonocyten schon deutliche Degenerationsmerkmale aufweisen, erscheint es angebracht, auf die Beschreibung der Veränderungen der Gonocyten überhaupt näher einzugehen.

Schon im Genitalzellstrang haben die Gonocyten ihre Dotterplättchen resorbiert. In der Genitalleiste haben die Gonocyten keine Dotterplättchen, dagegen viele Körnchen. Der Kern hebt sich scharf ab und enthält 1—2 Nucleolen. Während bei den Gonocyten, die über dem Darm lagen, die Konturen des Plasmas nicht scharf waren, erscheinen sie jetzt schon deutlich konturiert. Den gleichen Charakter zeigen anfangs die Gonocyten in der Genitalfalte. Später beginnen sie etwas zu wachsen und zeigen dann folgende Veränderungen:

Fig. 18.

Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 11,68 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Zahlreiche Gonocyten im Degenerationszustande. Medianwärts an den Genitalfalten Fettkörperanlagen. Vergr. etwa 169.

Bei einigen Gonocyten wird das Chromatin in Form feiner Körnchen im Kerne regelmäßig verteilt, die Nucleolen verschwinden allmählich; bei anderen sehen wir, daß der Kern sich stark einzubuchten beginnt und immer blasser wird, während die Nucleolen noch längere Zeit zu sehen sind. Die Kernkonturen werden immer undeutlicher, bis schließlich nur noch eine blasse verquollene Masse im Protoplasma konstatierbar ist.

Die erstgenannten Gonocyten schicken sich nun zur Teilung an, die anderen dagegen degenerieren und werden später aus der Genitalfalte ausgestoßen. Einige leere Stellen in der Genitalfalte deuten noch auf ihre frühere Lage hin (Fig. 18).

Triton taeniatus 11,63/6,68 mm lang, 31 Spinalganglionpaare.

Die hinteren Extremitäten sind frei. Im gonalen Abschnitte tritt medianwärts an dem Stiel der Genitalfalte ein Höcker auf, der aus einer Ansammlung von Peritonealzellen besteht. Dieser Höcker repräsentiert die Anlage des Fettkörpers (Fig. 18). Der Fettkörper erscheint nicht kontinuierlich. Auf einigen Schnitten ist er zu sehen, auf anderen nicht. Die Unterbrechungen sind nicht regelmäßig.

Viele Gonocyten zeigen Degenerationserscheinungen. Einzelne freie Stellen innerhalb der Genitalfalte deuten auf die obenerwähnte Absonderung der degenerierenden Zellen hin.

Die Entwicklung der Genitalstränge ist weiter vorgeschritten. Die Anlage der Genitalstränge, die wir beim 12,24/7,073 mm langen Embryo in Form einer Peritonealzellenreihe zwischen den beiden Peritonealepithellamellen des Genitalstiels konstatierten, zeigt auf weiteren Stadien eine Größenzunahme infolge Anlagerung neuer Peritonealzellen, so daß sie nicht mehr auf den Genitalstiel allein beschränkt ist, sondern auch einerseits zur Genitalfalte, andererseits in der Richtung der Bowmanschen Kapsel hinzieht. Auf diesem Stadium reichen die Genitalstränge (3 rechts, 4 links) von der Bowmanschen Kapsel bis zur Mitte der Genitalfalte, wo sie zwischen den Gonocyten verschwinden.

Die Genitalfalte ist rechts 1660 μ lang, beginnt in der Mitte des 6., zieht bis zum 12. Spinalganglion und enthält 145 Gonocyten.

Links beginnt sie in der Höhe des 7., endet hinter dem 11. Spinalganglion, ist 1530 μ lang und enthält 151 Gonocyten.

10 extraregionäre Gonocyten im Fettkörper, alle mit gelapptem Kern.

Progonaler Abschnitt	80 μ	lang r.,	80 μ	l.,
gonaler	-	1120 μ	-	-	1280 μ -
epigonaler	-	460 μ	-	-	250 μ -.

Trotz der Zunahme der Zahl der degenerierenden Zellen hat die Gesamtzahl der Gonocyten doch zugenommen. Diese auffällige Erscheinung findet ihre Erklärung nicht etwa in einem schnelleren Teilungstempo der restierenden Gonocyten, sondern in dem Hinzutreten einer neuen Bildungsquelle, der die sog. sekundären Gonocyten entstammen.

Der typische Habitus der Gonocyten ließ mich hierfür längere Zeit keine andere Quelle vermuten als die, die ich anfangs in der

dorsalen Darmwand fand. Die Wanderung dieser primären Gonocyten in die Genitalleiste steht außer Zweifel, ebenso, daß die Gonocyten, die in der jungen Genitalfalte vorkommen, der gleichen Herkunft sind.

Nun hat aber die Zahl der Gonocyten stark zugenommen, während die Teilungen damit nicht Schritt hielten. Letztere können somit für die Zunahme der Zahl der Gonocyten nicht verantwortlich gemacht werden.

Das Verhältnis von Zahl der Gonocyten zur Zunahme ihrer Teilungen illustriert folgende Tabelle.

	Länge des Embryo	Zahl der Gonocyten r.	l.	Zahl der Gonocyten in mitot. Teilung	Extraregionäre Gonocyten	Lage der extraregionären Gonocyten
1.	9,60/5,4 mm	35	31	keine	10	Hinter der Genitalleiste, über der Radix Mesenterii
2.	9,61/5,9 mm	49	36	keine	16	dito
3.	12,86/6,18mm	51	44	3	3	Hinter dem epigonalen Abschnitt, über der R. Mesenterii
4.	11,5 /6,2 mm	56	73	5	keine	—
5.	11,63/6,68mm	145	151	5	10	Im Fettkörper

Zum besseren Verständnis der vorstehenden Tabelle sei vorausgeschickt, daß als Anfangsstadium für den Vergleich ein Stadium mit relativ hoher Gonocytenzahl deswegen gewählt wurde, weil erst in diesem Stadium eine Genitalleiste, die eine einwandsfreie Zählung der Gonocyten ermöglichte, vorhanden ist. Auch habe ich das Stadium von 12,24/7,073 mm Länge vernachlässigt, weil es in bezug auf die Zahl der Gonocyten eine zu starke individuelle Abweichung zeigte. Die Zunahme der Gonocyten in den in der Tabelle angeführten Stadien erklärt sich wie folgt:

2. Stadium. Zunahme von 19 Gonocyten. Durch Hinzutreten extraregionärer Gonocyten des 1. Stadiums, die hinter den Genitalleisten, über der Radix Mesenterii, an der Stelle lagen, die für die jüngeren Embryonen charakteristisch war, und in die Genitalfalte in derselben Weise gelangten, wie es für die jüngeren Embryonen angegeben wurde.

3. Stadium. Die Zunahme von 10 Gonocyten in diesem Stadium

ist durch die gleichen Verhältnisse bedingt, wie diejenige des 2. Stadiums.

4. Stadium. Für die Zunahme der 34 Gonocyten in diesem Stadium könnten auf den ersten Blick extraregionäre und in mitotischer Teilung sich befindende regionäre Gonocyten verantwortlich gemacht werden, doch ist zu berücksichtigen, daß die 3 extraregionären Gonocyten, die hierbei in Betracht kämen, hinter dem epigonalen Abschnitte der Genitalfalte liegen und somit denselben passieren müßten, um zu den regionären Gonocyten zu gelangen, was jedoch der Tatsache widerspricht, da sich nie irgendwelche Gonocyten im epigonalen Abschnitte nachweisen ließen. Somit wäre die Zunahme der Gonocyten in diesem Falle auf das Hinzutreten solcher Gonocyten, die sich in mitotischer Teilung befinden, zurückzuführen.

5. Stadium. Die Zahl der sich teilenden Gonocyten ist im 4. Stadium zu klein, um den plötzlichen Zuwachs von 167 Gonocyten zu erklären, der vielmehr, wie wiederholte sorgfältige Durchmusterung der Serien lehrte, von zu Gonocyten gewordenen Peritonealzellen herrührt. Übrigens sei hervorgehoben, daß die Zunahme der Gonocyten nicht etwa mit einem amitotischen Teilungsmodus in Zusammenhang gebracht werden kann, da Amitosen nie beobachtet werden konnten.

Die schon im vorhergehenden Stadium (siehe S. 619) erwähnten Peritonealzellen werden zu typischen Gonocyten, indem ihr Kern sich abrundet und vom Protoplasma deutlich abhebt. Mit der Vermehrung der Peritonealzellen in der Genitalfalte nimmt auch die Zahl dieser zu Gonocyten werdenden Peritonealzellen zu.

Differenzierung des Geschlechtes.

Bei der Weiterentwicklung der Genitalfalte stellen sich zwei verschiedene Typen ein, die wir einzeln beschreiben werden.

I. Typus.

Triton taeniatus 12,41/7,21 mm lang, 34 Spinalganglionpaare.

Man sieht auf einem Querschnitte, daß die die Genitalfalte erfüllenden Zellen nicht dicht beieinander liegen, sondern zwischen sich stellenweise lockeres Gewebe einschließen.

Die zu Gonocyten werdenden Peritonealzellen sind nicht zu sehen.

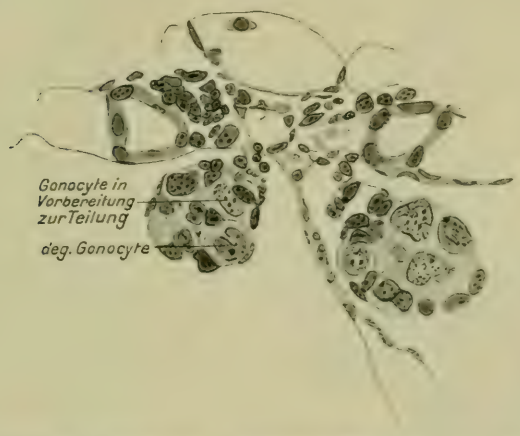
Was die Gonocyten anbelangt, so ist die Zahl der degenerierenden Zellen nicht groß, zahlreicher dagegen die der sich zur Teilung anschickenden (Fig. 19).

Die Genitalstränge ziehen nicht so tief in die Genitalfalte, wie beim vorhergehenden Embryo, und enden unterhalb des Stieles der Genitalfalte.

Der Fettkörper beginnt im progonalen Abschnitte der Genitalfalte und zieht als kleiner Wulst ununterbrochen zur hinteren Region des gonalen Abschnittes.

Die rechte Genitalfalte beginnt hinter dem 6., endet hinter dem 13. Spinalganglion, sie ist 2220 μ lang und enthält 79 Gonocyten.

Fig. 19.



Querschnitt durch Larve von *Triton taen.* von 12,41 mm Länge in der Höhe des 11. Spinalganglions Neben den degenerierenden Gonocyten, Gonocyten mit grob verteiltem Chromatin, in Vorbereitung zur Teilung. Vergr. 169.

Links liegt die Genitalfalte in derselben Höhe wie rechts, ist 2300 μ lang und enthält 93 Gonocyten.

6 Gonocyten befinden sich in Teilung.

Progonaler Abschnitt	110 μ	lang r.,	220 μ	l.,
gonaler	-	1780 μ	-	-	1640 μ -
epigonaler	-	330 μ	-	-	440 μ -.

Triton taeniatus 14,368/8,40 mm lang, 35 Spinalganglionpaare.

Die Genitalfalte unterscheidet sich wenig von dem soeben besprochenen Stadium. Die Gesamtzahl der Gonocyten hat sich auf diesem Stadium infolge der Teilungen einiger der oben als sich zur Teilung anschickend erwähnten Gonocyten vergrößert.

Die in der Genitalfalte liegenden Peritonealzellen befinden sich in lebhafter Teilung.

Die rechte Genitalfalte beginnt hinter dem 6., endet hinter dem 12. Spinalganglion, ist 2272,5 μ lang und enthält 138 Gonocyten. Links ist sie 2445 μ lang, liegt in derselben Höhe wie die rechte und enthält 121 Gonocyten.

8 Gonocyten zeigen Mitosen.

Progonaler Abschnitt	97,5 μ lang r.,	105 μ l.,
gonaler	-	1785 μ	-	- 1822,5 μ -
epigonaler	-	390 μ	-	- 517,5 μ -.

Triton taeniatus 18,67 8,225 mm lang, 33 Spinalganglionpaare.

Fig. 20.

Querschnitt durch *Triton taen.* von 18,67 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Linke ♀ Genitalfalte. Die Gonocyten der Genitalzellnester sind in Teilung. Vergr. 180.

Die Genitalfalte zeigt im gonalen Abschnitte Anschwellungen und Einschnürungen, wie beim Individuum des Stadiums von 11,5/6,2 mm Länge, die keinen gleichen Intervallen folgen. Die Gonocyten, die als sich in Teilung befindend charakterisiert wurden, zeigen auf diesem Stadium lebhafteste Vermehrung, wobei sie beieinander liegen bleiben. Die Peritonealzellen umgeben ringsum diese Gonocyten und können von nun an als Follikelzellen bezeichnet werden. Die Teilungen der Gonocyten folgen schnell aufeinander. Innerhalb der die in Teilung befindlichen Gonocyten umschließenden Follikelzellen lassen sich zwei oder auch mehrere aus der Teilung hervorgegangene Gonocyten feststellen (Fig. 20). Dieses Entwicklungsstadium stellt die sog. Genitalzellnester dar. Die Gonocyten eines solchen Nestes zeigen sämtlich die gleichen Mitosenphasen.

Auf einem Querschnitt zeigt die Genitalfalte folgendes Bild: zu-

äußerst Peritonealepithel, dann die Genitalzellnester peripher unter dem Peritonealepithel geordnet, am Stielgrunde fehlend. Das Innere der Genitalfalte ist von Peritonealzellen erfüllt, die nebeneinander liegen oder lockere Zellmassen darstellen und stellenweise Lichtungen freilassen. Manchmal sind die Lichtungen durch zarte Plasmafäden zweigeteilt. An den Stellen, wo Genitalstränge vorkommen, fehlen die Lichtungen.

Solche Lichtungen entstehen so, daß die Peritonealzellen im Innern der Genitalfalte sich lockern und sich immer weiter voneinander entfernen, wobei sich ihr Plasma zu feinen zarten Fäden auszieht, die bald verschwinden. Die die Lichtungen einschließenden Peritonealzellen platten sich ab und werden zu einem Epithel. Bei der Verfolgung durch eine Querschnittserie erkennt man sie zuerst als kleinen Kreis, der sich auf weiteren Schnitten vergrößert, dann wieder verkleinert und endlich verschwindet, worauf wieder Peritonealzellen folgen.

Außer den Gonocyten in den Genitalzellnestern sind noch degenerierende Gonocyten in geringer Anzahl zu finden. Sie liegen entweder peripher oder am Rande der Lichtung.

Die Genitalstränge gehen nicht in die Tiefe, sondern hören kurz von dem Eingang in die Genitalfalte auf und treten in Verbindung mit der Bowmanschen Kapsel, deren Wand da, wo sie mit den Genitalsträngen sich berührt, mit letzteren verschmilzt (Fig. 23a u. b).

Der Fettkörper zeigt eine gewisse Größenzunahme.

Die Genitalfalte beginnt rechts hinter dem 7., endet hinter dem 12. Spinalganglion, ist 1910 μ lang und enthält 305 Gonocyten.

Links in derselben Höhe ist sie 1810 μ lang und enthält 314 Gonocyten.

Progonaler Abschnitt	300 μ	lang	r.,	300 μ	l.,
gonaler -	1220 μ	-	-	1130 μ	-
epigonaler -	390 μ	-	-	380 μ	-.

Triton taeniatus 17,60/9,48 mm lang, 39 Spinalganglionpaare.

Die Genitalfalte stellt eine Weiterentwicklung des vorhergehenden Stadiums dar. Die früher erwähnten Lichtungen sind jetzt zu 3 größeren verschmolzen, die zusammen den ganzen gonalen Abschnitt durchziehen.

Die Genitalzellnester liegen zwischen dem Peritonealepithel der Genitalfalte und demjenigen der Lichtung.

Innerhalb der Genitalzellnester haben einige Gonocyten an Größe

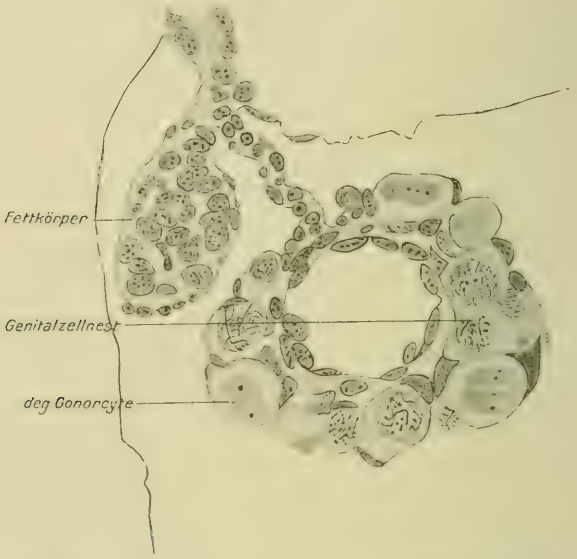
zugenommen. Auch sind degenerierende Gonocyten, wenn auch nur in geringer Anzahl zu sehen (Fig. 21).

Der Fettkörper ist ebenfalls größer, die ihn erfüllenden Peritonealzellen sind gewachsen.

Die Genitalfalte rechts beginnt hinter dem 8., endet in der Höhe des 12. Spinalganglions, ist 1950 μ lang und enthält 282 Gonocyten.

Links in derselben Höhe ist sie 1875 μ lang und enthält 270 Gonocyten.

Fig. 21.



Querschnitt durch rechte ♀ Genitalfalte von *Triton taen.* von 17,6 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Vergr. 180.

2 extraregionäre Gonocyten: eine im Fettkörper, eine im Stiel der Genitalfalte.

Progonaler Abschnitt	405 μ lang	r.,	225 μ l.
gonaler -	975 μ -	-	1170 μ -
epigonaler -	555 μ -	-	480 μ -.

Triton taeniatus 17,00/10,82 mm lang, 38 Spinalganglionpaare.

Die Genitalfalte hat in allen Dimensionen zugenommen.

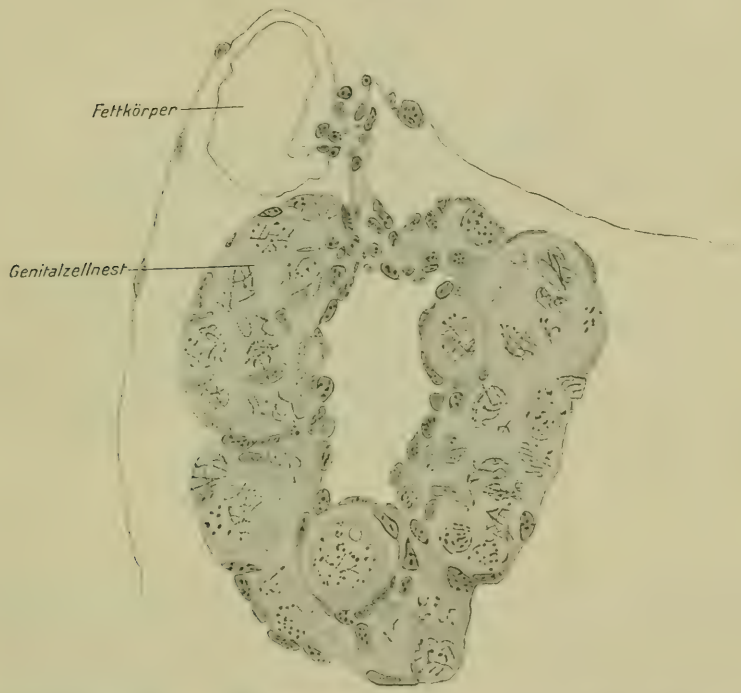
Auf diesem Stadium haben wir es nur mit einer Lichtung zu tun, die jetzt ununterbrochen den ganzen gonalen Abschnitt durchzieht.

Die Zahl der Gonocyten hat durch neue Teilungen weitere Ver-

mehrung erfahren. Einzelne der Lichtung zugewandte Gonocyten sind stark gewachsen und haben sich mit eigenen Follikelzellen umgeben (Fig. 22).

Degenerierende Gonocyten sind selten. Die Genitalstränge reichen auch hier nur bis zum Stielgrunde (Fig. 23a, b). Der Fettkörper ist wenig verändert.

Fig. 22.



Querschnitt durch rechte ♀ Genitalfalte von *Triton taen.* von 17 mm Länge. Einzelne Gonocyten nehmen stark an Größe zu. Vergr. 180.

Die Genitalfalte rechts ist 1940 μ lang, beginnt vor dem 10., endet hinter dem 14. Spinalganglion und enthält 978 Gonocyten. Links beginnt sie hinter dem 9., endet hinter dem 14. Spinalganglion, ist 2180 μ lang und enthält 1060 Gonocyten.

Progonaler Abschnitt	450 μ	lang	r.,	490 μ	l.
gonaler	-	1050	-	-	-	1250	- -
epigonaler	-	440	-	-	-	440	- -.

Die hier besprochene Genitalfalte entspricht der Entwicklung eines Ovariums.

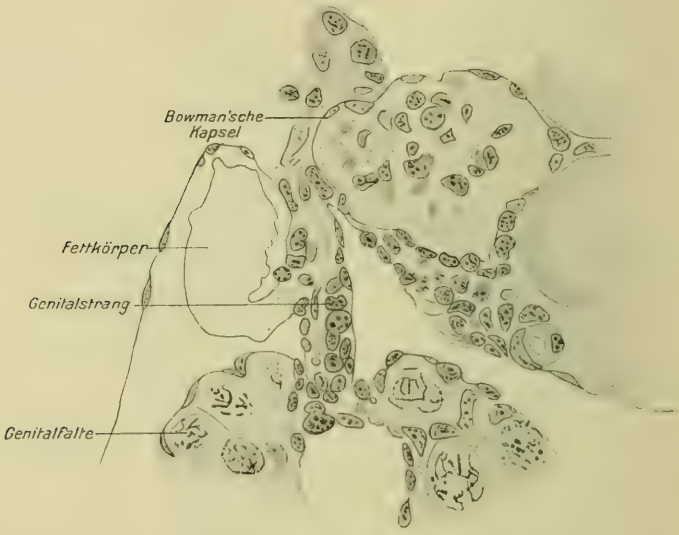
II. Typus.

Der andere Typus der Genitalfalte, der zur Hodenbildung führt, schließt sich an das Stadium von 11,63/6,68 mm Länge an.

Triton taeniatus 15,9/8,813 mm lang, 33 Spinalganglionpaare.

Der Prozeß des Abstoßens und der Degeneration der Gonocyten ist auf diesem Stadium sehr ausgesprochen (Fig. 24). Die durch das

Fig. 23a.



Querschnitt durch proximalen Teil der rechten ♀ Genitalfalte von *Triton taen.* von 17 mm Länge in der Höhe des 13. Spinalganglions. In Fig. 23a zieht der Genitalstrang durch den Stiel der Genitalfalte und in dem nächstfolgenden Schnitt Fig. 23b sieht man die Verbindung mit der Bowmanschen Kapsel. Vergr. 180.

Abstoßen der Gonocyten bedingten leeren Stellen innerhalb der Genitalfalte haben demzufolge zugenommen.

Die der Bowmanschen Kapsel dicht anliegenden Genitalstränge dringen zwischen die Gonocyten hindurch tiefer in die Genitalfalte ein.

Auf Schnitten, auf denen wenige Gonocyten oder keine Genitalstränge getroffen sind, ist das Innere der Genitalfalte von lockerer Peritonealzellmasse erfüllt. Der Fettkörper ist stark ausgebildet, viele seiner Zellen sind zu Fettzellen umgewandelt.

Die Genitalfalte ist rechts 1987,5 μ lang, beginnt in der Höhe des 8., endet hinter dem 12. Spinalganglion und enthält 174 Gonocyten.

Links hat sie eine Länge von 1905 μ, liegt in derselben Höhe wie die rechte und enthält 172 Gonocyten.

Progonaler Abschnitt	127,5 μ lang	r.,	90 μ l.
gonaler -	1500 - - -		1470 - -
epigonaler -	360 - - -		345 - -.

7 extraregionäre Gonocyten im Fettkörper.

Fig. 23 b.

Triton taeniatus 17,72/9,082 mm lang, 41 Spinalganglionpaare.

Der Prozeß des Abstoßens der degenerierenden Gonocyten hat die Gesamtzahl der Gonocyten vermindert. Die degenerierenden Gonocyten zeigen, verglichen mit den übrigen Gonocyten, nicht mehr das numerische Übergewicht, das die früheren Stadien auszeichnete. Neben den in Ruhezustand sich befindenden Gonocyten finden sich andere, die Vorbereitungen zur Teilung aufweisen.

Im übrigen ist die Genitalfalte dicht von Peritonealzellen erfüllt, unter denen einzelne den Charakter von Übergangszellen zu Gonocyten zeigen (Fig. 24).

Die mit der Bowmanschen Kapsel verbundenen Genitalstränge ziehen tiefer ins Innere der Genitalfalte.

Der Fettkörper hat sich stark vergrößert und ist auf dem Querschnitte nicht viel kleiner als die Genitalfalte. Der Prozeß der Fettzellenbildung ist ebenfalls fortgeschritten (Fig. 25).

Die Genitalfalte beginnt rechts hinter dem 8., endet hinter dem 13. Spinalganglion, ist 1965 μ lang und enthält 43 Gonocyten.

Fig. 24.

Querschnitt durch linke ♂ Genitalfalte von *Triton taen.* von 15,9 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Die meisten Gonocyten sind im Degenerationszustande. Vergr. 180.

Fig. 25.

Querschnitt durch *Triton taen.* von 17,72 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Im Fettkörper sind einzelne Zellen zu Fettzellen umgebildet. Vergr. etwa 169.

Links in derselben Höhe ist sie 2122,5 μ lang und enthält 64 Gonocyten.

Progonaler	Abschnitt	540 μ	lang	r.,	625,5 μ	l.
gonaler	-	930	-	-	-	900	-	-
epigonaler	-	495	-	-	-	570	-	-.

Triton taeniatus 18,29/10,10 mm lang, 34 Spinalganglionpaare.

Die Genitalfalte wächst im Verhältnis zum Fettkörper viel langsamer, so daß sie jetzt kleiner erscheint als der Fettkörper.

Fig. 26.

Querschnitt durch rechte ♂ Genitalfalte von *Triton taen.* von 18,29 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Die Gonocyten im Degenerationszustande Starke Fettzellenbildung. Vergr. 180.

Die Peritonealzellen in der Genitalfalte haben sich geteilt und erfüllen nun die ganze Genitalfalte. Die Gonocyten liegen peripher am Peritonealepithel.

Der Prozeß des Abstoßens der degenerierenden Gonocyten hat im Vergleich zum vorhergehenden Stadium eine Verlangsamung erfahren, weil sich noch viele in Degeneration befindliche Gonocyten in der Genitalfalte nachweisen lassen (Fig. 26). An einigen Stellen der Genitalfalte lockern sich die Verbindungen der Peritonealzellen. Der Fettkörper besteht fast ausschließlich aus Fettzellen.

Die Genitalfalte beginnt rechts in der Höhe des 7., endet in der

Höhe des 12. Spinalganglions, ist 2530 μ lang und enthält 162 Gonocyten.

Links beginnt sie vor dem 7., endet in der Höhe des 12. Spinalganglions, ist 2740 μ lang und enthält 171 Gonocyten.

Progonaler	Abschnitt	570 μ	lang	r.,	750 μ	l.,
gonaler	-	1570	-	-	-	1610	- -
epigonaler	-	490	-	-	-	380	- -

Fig. 27.

Querschnitt durch linke ♂ Genitalfalte von *Triton taen.* von 20,67 mm Länge in der Höhe des 10. Spinalganglions. Die Gonocyten sind in Vorbereitung zur Teilung. Vergr. etwa 169.

Triton taeniatus 20,67/13,05 mm lang, 36 Spinalganglionpaare.

Das Tier hat im Aquarium überwintert und war zur Zeit der Abtötung etwa 14 Monate alt.

Die Peritonealzellen weisen gegenüber dem vorhergehenden Stadium nunmehr überall eine Lockerung auf. Stellenweise sieht man zwischen ihnen eine sehr kleine Lichtung, die nur durch wenige Schnitte hindurch zu verfolgen ist. Innerhalb dieses lockeren Peritonealzellgewebes liegen die Gonocyten. Sie sind gewachsen, befinden sich in Ruhe oder zeigen Vorbereitung zur Teilung. Von den degenerierenden Gonocyten sind nur wenige vorhanden (Fig. 27).

Genitalstränge und Fettkörper zeigen die gleiche Ausbildung wie im vorhergehenden Stadium.

Die Genitalfalte beginnt rechts hinter dem 9., endet hinter dem 13. Spinalganglion, ist 2265 μ lang und enthält 161 Gonocyten.

Links liegt sie in derselben Höhe, ist 2197,5 μ lang und enthält 198 Gonocyten.

1 Gonocyte befand sich in Teilung.

Progonaler Abschnitt	300 μ	lang	r.,	165 μ	l.
gonaler -	1387,5	- -	-	1282,5	- -
epigonaler -	847,5	- -	-	750	- -.

Hiermit schließen meine Untersuchungen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Die primäre unpaare Genitalanlage, die als eine Platte von Gonocyten unter der Vena cava inferior und zwischen den primären Harnleitern liegt, wird infolge der Ausbildung des dorsalen Mesenteriums in eine paarige gespalten. Zu beiden Seiten der Radix Mesenterii, von der Leibeshöhle durch das Peritonealepithel getrennt, ordnen sich die Gonocyten zu Genitalleisten an; diese stülpen sich in die Leibeshöhle ein, wobei sich das Peritonealepithel zum Aufhängeband ausbildet, und bilden die Genitalfalten.

Am Querschnitte der Genitalfalten können wir zwei Teile unterscheiden: einen distalen, in dem die Gonocyten liegen, und einen proximalen, den Stiel der Genitalfalte, der nur aus zwei Peritoneallamellen besteht.

Inzwischen sind in die Genitalfalte Peritonealzellen des Peritonealepithels des Genitalstielursprunges eingewandert, die sich den Gonocyten anlegen. Die Gonocyten haben ihre Dotterplättchen resorbiert, weisen im Kern 1—2 Nucleolen, im Protoplasma Körnchen auf; die meisten verharren in diesem Zustand, während einige Mitosen zeigen. Die Zahl der Peritonealzellen, von denen einige sich zu Follikelzellen umwandeln, andere in Reihen zur Bildung von Genitalsträngen anordnen, nimmt progressiv zu.

In cranio-caudaler Richtung können wir an der Genitalfalte drei verschiedene Abschnitte unterscheiden: einen progonalen, gonalen und epigonalen.

Im weiteren erfolgt der Degenerationsprozeß der Gonocyten, der durch Abnahme der Tinktionsfähigkeit der Kerne, Zunahme undeutlicher Konturierung und Auflösen im Protoplasma charakterisiert ist. Diese degenerierenden Gonocyten werden in die Leibeshöhle ausgestoßen.

Während der Degeneration der Gonocyten bleibt ihre Gesamt-

zahl ziemlich konstant. Die schon auf früheren Stadien durch ihre bedeutende Größe auffallenden Peritonealzellen werden zu den sekundären Gonocyten.

Von jetzt an können wir schon deutlich die beiden Typen der Genitalfalte unterscheiden, die einer späteren Ausbildung zu Ovarien und Hoden entsprechen.

Der das spätere Ovarium charakterisierende Typus weist eine geringe Zahl von Degenerationszellen auf und an der Mehrzahl der Gonocyten den Verlust von Nucleolen und eine regelmäßige Verteilung feinkörnigen Chromatins. Diese Gonocyten bilden auf dem Wege rasch aufeinanderfolgender Teilungen die Genitalzellnester, die sich mit Follikelzellen umgeben. Die Genitalzellnester ordnen sich an der Peripherie an. Im Centrum der Genitalfalte lockern sich die Peritonealzellmassen, wodurch einige Hohlräume entstehen, die dann miteinander verschmelzen und den ganzen gonalen Abschnitt durchziehen. Die Genitalstränge verschmelzen mit der Wand der Bowmanschen Kapsel und reichen bei diesem Typus nur bis an den Genitalstielgrund.

Der sich zum Hoden entwickelnde Typus zeigt im Gegensatz zum geschilderten weiblichen eine große Zahl degenerierender Gonocyten, deren Ausstoßungsprozeß lange dauert und die Zahl der gesamten Gonocyten stark herabsetzt. Die Genitalfalte enthält viele freie Peritonealzellen. Nach Abnahme der Zahl der Gonocyten beginnt die Lockerung der Peritonealzellmassen, die Umbildung der Peritonealzellen in Gonocyten und das Auftreten der ersten Mitosen. Der Fettkörper wächst im Gegensatz zum weiblichen Typus sehr rasch, zeigt frühzeitig den Beginn der Umwandlung der Peritonealzellen in Fettzellen und übertrifft später an Größe die Genitalfalte.

Im folgenden sollen die Hauptmomente in der Bildung der Genitalanlage an Hand meiner Befunde in Verbindung mit den Resultaten früherer Forschungen einer kurzen Betrachtung unterzogen werden.

Die Hauptetappen in der Entwicklung der Genitalanlage sind gegeben in dem Auftreten

1) der paarigen bzw. unpaaren primären Genitalanlage,

2) der definitiven paarigen Genitalanlage,

3) des Hinzutretens anderer Elemente zu den Gonocyten und ihrer Beziehung zu den sekundären Gonocyten,

4) der Degeneration der Gonocyten,

5) der Genitalstränge,
6) der Differenzierung des Geschlechtes.

Primäre Genitalanlage. In bezug auf das Auftreten der primären Genitalanlage wurden zwei Ansichten geäußert. Nach der einen würde die erste Genitalanlage durch einen paarigen, nach der anderen durch einen unpaaren Ausgang repräsentiert sein.

Vertreter ersterer Ansicht sind: Dustin, Spehl und Polus und Schapitz. Nach diesen Autoren stellt die primäre Genitalanlage einen dorsalen Teil der Seitenplatten dar.

Die Ansicht einer unpaaren primären Genitalanlage vertreten Bouin[1], Allen, King und Kuschakewitsch. Diese unpaare Genitalanlage liegt nach ihnen median in der dorsalen Darmwand, löst sich sodann als Ganzes los und rückt infolge Zusammenrückens der Seitenplatten dorsalwärts, auf welchem Stadium sie homolog ist der unpaaren Anlage der Autoren der ersten Ansicht.

Diese beiden einander scheinbar schroff gegenüberstehenden Ansichten laufen im wesentlichen auf Meinungsdifferenzen bezüglich der Herkunft der Gonocyten hinaus.

Wie den Ausführungen im ersten Teil unserer Arbeit zu entnehmen ist, lassen die Autoren der ersten Gruppe die primären Gonocyten von den Zellen der Seitenplatten aus entstehen, treten also für einen mesodermalen Ursprung derselben ein, wogegen Allen, King und Kuschakewitsch einen entodermalen Ursprung annehmen.

Was nun meine eigenen Befunde an *Triton taeniatus* betrifft, so konnte ich in bezug auf die erste Entstehung der Genitalanlage die Beobachtungen von Allen, King und Kuschakewitsch teilweise bestätigen. Nach meinen Untersuchungen ist die primäre Genitalanlage ebenfalls median und unpaar, doch entsteht sie nicht durch Abtrennung als Ganzes, sondern durch sukzessive Loslösung einzelner Gonocyten vom dorsalen Entoderm und Zusammenrücken der Seitenplatten, wodurch sie median über denselben als unpaare Genitalanlage zu liegen kommt.

Definitive paarige Genitalanlage. Das Auftreten und die Ausbildung der definitiven paarigen Genitalanlage wird von allen Forschern übereinstimmend wie folgt geschildert: Durch die Ent-

[1] Bouin darf der zweiten Gruppe nur mit gewisser Einschränkung beigezählt werden, da er in bezug auf die Herkunft der Elemente der ersten unpaaren Genitalanlage, wie wir im ersten Teil unserer Arbeit gesehen haben, anderer Meinung ist als Allen, King und Kuschakewitsch.

wicklung des dorsalen Mesenteriums spaltet sich die unpaare Genitalanlage. Die so entstandenen zwei Genitalanlagen rücken seitwärts und abwärts von der Radix Mesenterii und beginnen das Peritonealepithel vor sich her in die Leibeshöhle vorzustülpen.

Die Elemente der Genitalanlage. Die Genitalanlagen enthalten außer den Gonocyten noch andere Gewebszellen. An der weiteren Ausgestaltung der Genitalfalte nehmen in erster Linie die Peritonealzellen teil, wobei sich unter ihnen eine Arbeitsteilung konstatieren läßt, insofern, als einige aus sich Follikelzellen, andere das Aufhängeband, wieder andere die sekundären Gonocyten hervorgehen lassen. Das Eindringen der Peritonealzellen zwischen die Gonocyten und ihre Umbildung zu Follikelzellen stellen Bouin, Dustin, Kuschakewitsch und Schaffitz fest, auch ich fand dasselbe. Über die Umwandlung der Peritonealzellen in Gonocyten gehen die Angaben der Forscher auseinander. Während Bouin und Dustin auch Peritonealepithelzellen an der Bildung von Gonocyten teilnehmen lassen, konstatiert Kuschakewitsch, daß auf allen Stadien der Entwicklung der Genitalanlage das Peritonealepithel ununterbrochen vorhanden ist.

Außer dem Peritonealepithel fanden Bouin, King, Kuschakewitsch in der Genitalfalte noch Mesenchymzellen. Schon vor der Ausbildung der Genitalfalte legen sich die Mesenchymzellen zwischen die Gonocyten und beteiligen sich nach Bouin und Kuschakewitsch an der Vergrößerung der Zahl der Gonocyten. Daneben dringen nach Bouin in die Genitalfalte »periwolffien« Mesenchymelemente ein, die das bindegewebige Stroma und die Genitalstränge bilden, aber keine Umwandlung in die Gonocyten zeigen. Kuschakewitsch konstatierte auf einem gewissen Stadium, daß ein Teil des nephrogenen Gewebes der Urniere in die Genitalfalte eindringt und die Genitalstränge bildet. Beim Männchen von *Rana esculenta* sollen nach ihm aus den Zellen dieser Genitalstränge die sekundären Gonocyten hervorgehen.

Meine Befunde an *Triton taeniatus* ergaben folgende Resultate. Zunächst konstatierte ich wie Dustin ausschließlich das Eindringen von Peritonealzellen in die Genitalfalte, und zwar nicht nur derjenigen der Genitalfalte, sondern auch, wie ich es auf jüngeren Stadien sah, solcher, die an der Umbiegungsstelle des Peritonealepithels in das Epithel der Genitalfalte lagen. Ich konnte immer ein ununterbrochenes Peritonealepithel verfolgen. Die Peritonealzellen waren bei jungen Embryonen von den Mesenchymzellen stets gut zu unterscheiden. Eine von einigen obengenannten Autoren beschriebene

Einwanderung der letzteren in die Genitalfalte habe ich nicht beobachtet. Die eingewanderten Peritonealzellen vermehren sich stark und übernehmen im Verlaufe der weiteren Differenzierung der Genitalanlage alle diejenigen Aufgaben, die von Bouin, King und Kuschakewitsch den Mesenchymzellen zugeschrieben werden. Ein Teil der Peritonealzellen bildet die Follikelzellen, ein anderer bildet das interfollikuläre Gewebe, ein dritter wandelt sich in sekundäre Gonocyten um, ein vierter endlich ordnet sich zu den Genitalsträngen an.

Degeneration der Gonocyten. Der Prozeß der Degeneration von Gonocyten in der Genitalfalte wurde von allen Forschern ausnahmslos festgestellt. Bouin beobachtete eine »ponte d'ovules primordiaux« der degenerierenden Gonocyten. Dustin konnte eine solche Ausstoßung von degenerierenden Gonocyten nicht beobachten, während ich bei *Triton taeniatus* in mehreren Schnittserien das Austreten von degenerierenden Gonocyten in die Leibeshöhle, was durch Lücken innerhalb des Peritonealepithels der Genitalfalte gekennzeichnet war, deutlich verfolgen konnte. Bezüglich der cytologischen Veränderungen während der Degeneration stimmen meine Befunde mit denjenigen von Bouin und Kuschakewitsch überein. Auch ich fand eine allmähliche Abnahme des Tinktionsvermögens, Auftreten von Einbuchtungen und Zerfließen des Kernes. In abweichender Weise schildert die Degeneration Dustin. Nach ihm ist dieselbe eine »dégénérescence pigmentaire«. Soviel ich seinen Abbildungen entnehmen kann, sind seine »granulations pigmentaires« den Körnchen, die ich im Protoplasma der Gonocyten fand, sehr ähnlich. Diese Körnchen verhalten sich jedoch nach meinen Befunden bei ruhenden und degenerierenden Gonocyten gleich, so daß ich keinen Zusammenhang fand zwischen Pigmentation und Degeneration der Gonocyten. Auch kann ich aus den von ihm in Fig. 5 und Fig. 7 und 8 dargestellten Verhältnissen nicht die Unterschiede herauslesen, die er zu konstatieren glaubt. Nach ihm sollen nämlich die in Fig. 7 und 8 abgebildeten Gonocyten die »granulations pigmentaires noirâtres« darstellen, die der Degeneration der Gonocyten assistieren, während er die in Fig. 5 dargestellten »granulations pigmentaires« anders auffaßt, indem er mit Brachet sagt: »Cette accumulation de pigment est peut-être due à la résorption même de grains vitellins, c'est fréquemment le cas dans les jeunes stades de leur ontogénèse.« Näheres über die Unterschiede dieser beiden nach ihm verschiedenen »granulations pigmentaires« gibt er aber nicht an.

Genitalstränge. Was die Genitalstränge anbelangt, so

können wir an Hand der Literatur zwei Ausbildungsarten unterscheiden: nach der einen würden die Genitalstränge als wohl differenzierte Gebilde von der Niere aus in die Genitalfalte hineinwachsen, nach der anderen dagegen erst im Mesenchym der Genitalanlage, und zwar durch Selbstdifferenzierung, entstehen.

Kuschakewitsch will bei *Rana esculenta* beide Bildungen beobachtet haben, entsprechend verschiedenen von ihm untersuchten Reihen. Bouin und King nehmen die zweite Ausbildungsweise an. Meine Befunde schließen sich denen von Bouin und King an; die Genitalstränge entstanden in der Genitalfalte und verbanden sich sekundär mit der Wand der Bowmanschen Kapseln.

Was dagegen insbesondere die die Genitalstränge konstituierenden Elemente betrifft, so bin ich zu einem von Bouin und King abweichenden Ergebnis gelangt, indem nach meinen Beobachtungen die Genitalstränge nicht von Mesenchymzellen, sondern von Peritonealzellen gebildet werden. Wie weiter oben bei Beschreibung der jüngeren Stadien bereits hervorgehoben wurde, lassen sich die Peritonealzellen von allen anderen als wohl charakterisiert leicht unterscheiden, so daß mir ein Irrtum ausgeschlossen scheint.

Differenzierung des Geschlechtes. Auch über die Merkmale, die den Beginn einer geschlechtlichen Differenzierung charakterisieren, gehen die Meinungen der Forscher auseinander.

Bouin sieht die Geschlechtsdifferenzen bei *Rana temporaria* in dem verschiedenen Verhalten der Genitalstränge. Nach ihm sollen sie beim Weibchen schwächer ausgebildet sein und die Zellnester im Ovarium frühzeitig zur Entwicklung gelangen, während für das Männchen eine starke Gonocytenausstoßung charakteristisch wäre.

Dustin findet, daß beim Weibchen bald nach der Umwandlung der Peritonealzellen in die sekundären Gonocyten die Genitalzellnester auftreten, während beim Männchen auf gleichem Stadium die Gonocyten noch längere Zeit mit den »petites cellules« ein kompaktes Gebilde darstellen.

Nach Kuschakewitsch ist: »ein Tier als männlichen Geschlechtes zu bezeichnen, sobald seine Genitalstränge sich in bezug auf die Keimzellenbildung als produktiv erweisen«. Die von Bouin für die beginnenden Geschlechtsunterschiede angegebenen Merkmale konnten nach Kuschakewitsch nicht in allen von ihm untersuchten Reihen zur Anwendung kommen, während das von ihm angegebene Charakteristikum ausnahmslos gelten soll.

Ich fand bei *Triton taeniatus*, daß das Auftreten geschlechtlicher

Differenzierung an mehrere Merkmale gebunden ist. Schon auf dem Stadium der Ausbildung der Genitalstränge beginnen die Differenzen. Die zum Hoden werdende Genitalanlage zeigt gegenüber der zum Ovarium werdenden eine von Anfang an stärkere Ausbildung der Genitalstränge und tieferes Eindringen derselben zwischen die Gonocyten; ferner eine größere Zahl von degenerierenden Gonocyten in der Genitalfalte, ein viel schnelleres Wachstum des Fettkörpers und früheren Beginn der Fettzellenbildung; auch zeigt das Ovarium deutliche Zellnester, die einen Centralkanal umgeben, während beim Männchen nichts davon zu sehen ist.

Zusammenfassung.

Die Gonocyten bei *Triton taeniatus* sind entodermalen Ursprungs. Sie trennen sich von der medianen Darmwand im hinteren Körperdrittel ab und kommen durch das Zusammenrücken der Seitenplatten dorsal von der Somatopleura zu liegen. Hier, in dem Winkel zwischen Radix Mesenterii und der Somatopleura ordnen sich links und rechts die zwischen den beiden primären Harnleitern liegenden Gonocyten zu zwei Genitalleisten an.

Die Gonocyten in der Genitalleiste, anfangs auch in der Genitalfalte bleiben eine Zeitlang unverändert. Die für die weitere Differenzierung der Genitalfalte charakteristischen Mitosen und Degenerationen der Gonocyten treten erst später auf.

Zu diesen primären entodermalen Gonocyten treten in der Genitalfalte noch sekundäre Gonocyten hinzu, die einen mesodermalen Ursprung haben, da sie sich von den zu dieser Zeit in die Genitalfalte eingewanderten Peritonealzellen herleiten.

Die Gonocyten verhalten sich verschieden, je nachdem sich die Genitalfalte zum Ovarium oder zum Hoden entwickelt. In der zum Ovarium werdenden Genitalfalte folgen die Gonocytenteilungen rasch aufeinander. Die Gonocyten samt ihren Descendenten umgeben sich mit einem Follikelepithel. Es entstehen so die Genitalzellnester. Sämtliche Zellen eines Genitalzellnestes befinden sich immer in der gleichen Entwicklungsphase. Die Genitalzellnester ordnen sich unter dem Peritonealepithel an. In der Mitte der Genitalfalte befindet sich eine Lichtung, die den ganzen gonalen Abschnitt einnimmt und durch Zusammenfließen mehrerer, kleinerer, sich zwischen den lockeren Peritonealzellen bildender Lichtungen, entsteht. Bei diesem Entwicklungsmodus der Genitalfalte ist die Zahl der degenerierenden Gono-

cyten gering. In der Genitalfalte, die zum Hoden wird, dauert die Degeneration der Gonocyten längere Zeit an, als in der zum Ovarium werdenden. Viele der degenerierenden Gonocyten werden abgestoßen. Die Hodenanlage wächst verglichen mit der Ovariumanlage langsamer. Auf einem gewissen Stadium, nämlich zu der Zeit, da in der zum Ovarium werdenden Genitalfalte die einheitliche Lichtung auftritt, verwandelt sich eine größere Anzahl Peritonealzellen in sekundäre Gonocyten, die nebst einer geringen Anzahl übriggebliebener primärer Gonocyten sich mitotisch teilen. Die Gonocyten liegen in der Genitalfalte zerstreut zwischen den locker angeordneten Peritonealzellen.

Männliche und weibliche Genitalfalten unterscheiden sich außer durch die eben charakterisierten Verschiedenheiten im Verhalten der Gonocyten noch durch die verschiedene Entwicklung ihrer Genitalstränge und des Fettkörpers.

Die Genitalstränge, die sich in der geschlechtlich indifferenten Genitalfalte aus den Peritonealzellreihen entwickeln, enden in der zum Ovarium werdenden Genitalfalte gewöhnlich am Grunde des Genitalstiels, m. a. W. dringen nicht tief in die Genitalfalte ein. In der zum Hoden werdenden Genitalfalte dagegen ziehen die Genitalstränge viel tiefer in die Genitalfalte, so daß sie zwischen den Gonocyten noch sichtbar bleiben. Die Genitalstränge wachsen bei beiden Arten von Genitalfalten gegen die Wand der Bowmanschen Kapsel zu, mit welcher sie in Verbindung treten.

Der Fettkörper stellt eine mediane Ausstülpung der Genitalfalte dar und besteht aus Peritonealzellen. Er enthält selten Gonocyten, die, wenn vorhanden, fast immer Degenerationsmerkmale aufweisen. Der Fettkörper wächst in der zum Ovarium werdenden Genitalfalte verhältnismäßig wenig. Sein Durchmesser ist stets kleiner, als der der Genitalfalte. Anders verhält sich der Fettkörper in der zum Hoden werdenden Genitalfalte. Hier wächst er sehr rasch, so daß sein Durchmesser den der Genitalfalte bedeutend übertrifft; auch nehmen seine Zellen frühzeitig ihren Charakter von Fettzellen an.

Literaturverzeichnis.

1) Allen, B. M., An important period in the History of the sex-cells of Rana pipiens. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907.
2) —— Sex-cells of Amia and Lepidosteus. 1911.
3) Beard, J., The Morphological Continuity of the germ-cells in Raja batis. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.
4) —— The germ-cells. Part. I Raja batis. Journ. of anat. and phys. Vol. XXXVIII. 1904.
5) Born, Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. micr. Anat. Bd. XLII.
6) Boveri, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsb. der Gesellsch. für Morph. u. Phys. in München. Bd. VIII. 1892.
7) Bouin, M. M., Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. Arch. de Biol. T. XVII.
8) Bukowska, J., Ein Beitrag zur geschlechtlichen Differenzierung bei Urodelen. Diss. med. Berlin 1900.
9) Dodds, G. S., Segregation of the Germ-cells of the Teleost Lophius. Journ. Morph. V. XXI.
10) Dustin, A. P., L'origine des gonocytes chez les Amphibiens Urodèles et Anoures. Communication faite à la 9. réunion de l'Association des Anat. Lille. 1907.
11) —— Recherches sur l'origine des Gonocytes chez les Amphibiens. Arch. biol. T. XXIII. 1907.
12) —— L'origine et l'évolution des Gonocytes chez les Reptiles Chrysemis marginata). Arch. de Biol. T. XXV. 1910.
13) Eigenmann, C. H., Sex differentiation in the viviparous teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. 1897.
14) Fedorow, V., Über die Wanderung der Genitalzellen bei Salmo fario. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907.
15) Felix, W., und Bühler, A., Die Entwickelung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge. Handb. d. vergl. u. exp. Entwgesch. der Wirbeltiere von O. Hertwig. 1905.
16) Felix, W., Entwickelung des Urogenitalsystems. Keibel u. Mall, Handb. d. Entwgesch. 1911.
17) Flemming, Weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Spermatozoen bei Salamandra macul. Arch. f. micr. Anat. Bd. XXXI. 1887.
18) Gasparro, Osservazioni sull' origine delle cellule sessuali nel Gongylus ocellatus. Mon. Zool. Ital. Anno XIX. 1908.
19) Hamann, Die Urkeimzellen im Tierreich und ihre Bedeutung. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI.
20) Hertwig, O., Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. micr. Anat. Bd. XLII. 1893.
21) Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.
22) Jaussens, F. A., La spermatogénèse chez les Tritons. La Cellule. T. XIX, no. 1.

23) King, H., The oogenesis of bufo lentiginosus. Journ. Morph. Vol. XIX.
24) Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte. Jena 1910.
25) Kuschakewitsch, S., Über den Ursprung der Urgeschlechtszellen bei Rana esculenta. Sitzgsb. d. bay. Akad. Wiss. 1908.
26) —— Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschrift f. Hertwig. 1910.
27) Lams, M. H., Contribution à l'étude de la génèse de vitellus dans l'ovule des Amphibiens. Arch. d'An. micr. T. IX. 1907.
28) Lang, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. 1903.
29) Meves, Über die Entwickelung der ♂ Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. micr. Anat. Bd. XLVIII. 1896.
30) Nussbaum, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. micr. Anat. Bd. XVIII.
31) Nussbaum, M., Über die Beziehung der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. CXXIX.
32) Rath, A. von, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. 1893.
33) Rubaschkin, W., Über das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vogelembryonen. Anat. Hefte. H. 105.
34) —— Zur Frage von der Entstehung der Keimzellen bei Säugetierembryonen. Anat. Anz. Bd. XXXII, 1908.
35) —— Über die Urgeschlechtszellen bei Säugetieren. Anat. Hefte. H. 119 (Bd. XXXIX). 1909.
36) —— Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. Anat. Hefte. H. 125 (Bd. XLI). 1910.
37) —— Zur Lehre von der Keimbahn bei Säugetieren. Anat. Hefte. H. 139 (Bd. XLVI). 1912.
38) Schapitz, R., Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIX. 1912.
39) Semon, R., Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere bei Ichthyopsis glutinosa.
40) —— Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. Nr. 16 und 17. 1890.
41) Semper, Das Urogenitalsystem von Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. 1875.
42) Spehl, G., und Polus, J. Les premiers stades du développement des glandes génitales chez l'Axolotl. Arch de Biol. T. XXVII. Fasc. I. 1912.
43) Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. III. H. 1. 1876.
44) Tschaschin, S., Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vogelembryonen. Anat. Anz. Bd. XXXVII.
45) Valaoritis, Über die Oogenesis bei Salamandra maculata. Zool. Anz. 2. Jahrg, 1879.
46) Woods, Origin and migration of the germ-cells in Acanthias. Amer. Journ. of an. Vol. V, 1. 1902.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Utrecht.)

Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels.

II.

Das Primordialcranium eines Embryo von Phocaena communis von 92 mm.

Von

H. M. de Burlet.

Mit 25 Figuren im Text und Tafel I—II.

Einleitung.

Im Anschluß an die vor kurzem erschienene Beschreibung des Primordialcraniums eines *Phocaena*-Embryo von 48 mm[1] möge hier die Darstellung eines älteren Stadiums folgen.

Die ganze Länge des gut konservierten Embryo, der am 12. November 1910 im Osterfjord in Norwegen erbeutet wurde, beträgt 92 mm.

Der in Celloidin eingebettete Kopf wurde, mit einer Definierebene versehen, in eine Querschnittserie von 849 Schnitten zerlegt. Von diesen wurde jeder dritte Schnitt bei $17^3/_4$facher Vergrößerung durch die Herren Assistenten C. Eykman und H. Koopmans gezeichnet, welche Herren mit der Bornschen Wachsplattenmodelliermethode auch das Modell herstellten, wovon die beigegebenen Tafelfiguren verschiedene Ansichten darstellen.

Es sei mir gestattet, ihnen für ihre mühevolle Arbeit auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Bei einer Vergleichung der beiden Modelle von *Phocaena*-Primordialcranien fällt schon bei oberflächlicher Betrachtung auf, daß an dem älteren Stadium manche Knorpelgebiete sich weiter entwickelt haben, während andere bereits der Resorption anheimfallen. Von Ersatzverknöcherung sind erst im distalen Schädelabschnitt Anfänge vorhanden.

Wenden wir uns zuerst zur Betrachtung der Occipitalregion.

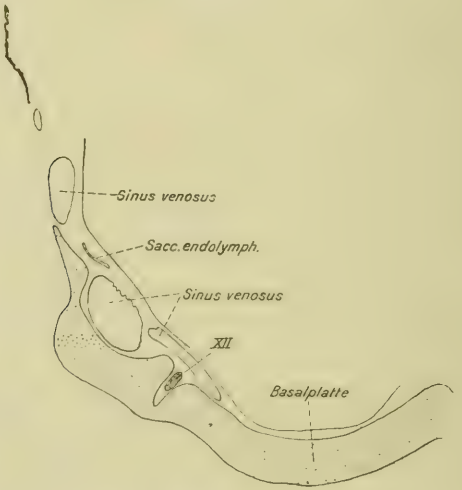
[1] Morpholog. Jahrb. Bd. XLV, 4.

Occipitalregion.

Diese setzt sich aus den bekannten vier Abteilungen: Pars occipitalis der Basalplatte, den beiden Occipitalpfeilern und dem diese letzteren vereinigenden Tectum posterius zusammen. Gemeinschaftlich umgeben diese das große Foramen magnum. Diese längliche Öffnung liegt in einer nach hinten konvexen Fläche; der obere Abschnitt der Öffnung sieht dorsal- und distalwärts, der untere distalwärts.

Die Basalplatte. Der hintere Rand derselben bildet die ventrale Begrenzung des Hinterhauptloches.

Fig. 1.



Schnitt 580. Foramen nervi hypoglossi.

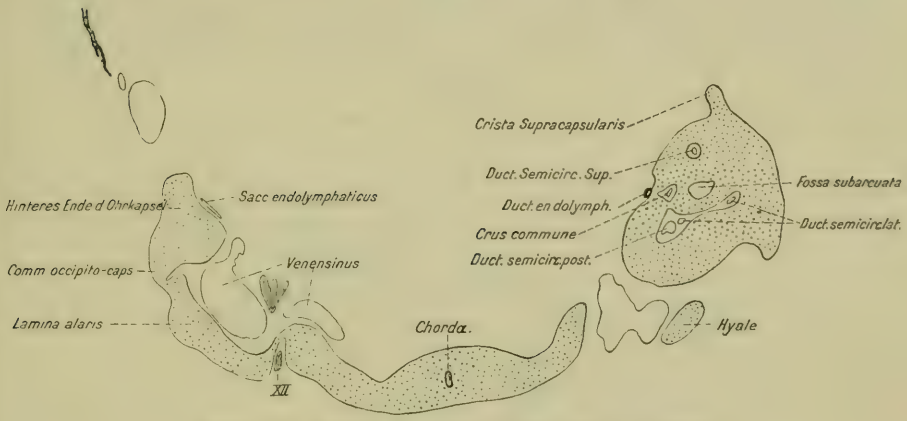
Sie besteht aus einem distalen Occipitalteil und einem proximalen Oticalabschnitt. Die Grenze zwischen diesen Abteilungen fällt ungefähr zusammen mit einer Knickung, welche die Basalplatte zeigt. In einem nach oben offenen stumpfen Winkel treffen sich die beiden Abschnitte der Basalplatte. Die nach hinten ansteigende Stellung des Occipitalabschnittes erinnert dabei an den ventralen Begrenzungsrand des Foramen magnum am erwachsenen Schädel, der auch diesen ansteigenden Verlauf zeigt.

Die Basalplatte verschmälert sich in proximaler Richtung; zwischen den Ohrkapseln, von denen sie durch eine Fissura basicochlearis getrennt bleibt, ist sie am schmalsten. Die breitere Pars occipitalis geht seitlich in die Occipitalpfeiler über. Als Grenze zwischen diesen

Gebieten kann man das Foramen hypoglossi annehmen. Diese einheitliche Öffnung liegt hinter dem Foramen jugulare. Sie durchbohrt den Knorpel in schräger Richtung. In Fig. 1 ist der Eingang des Kanales getroffen, die weiter nach vorn liegende Fig. 2 zeigt die Ausgangspforte[1].

Medial vom Hypoglossuskanal steht die Pars occipitalis der Basalplatte durch eine Knorpelbrücke mit der Ohrkapsel in Verbindung (Fig. 3). Diese Commissura basicochlearis posterior bildet eine Grenze zwischen dem Foramen jugulare und dem hinteren Ende der Fissura basicochlearis.

Fig. 2.



Schnitt 565. Foramen hypoglossi. Distales Ende der Ohrkapsel.

Die ventrale Fläche der Basalplatte ist in ihrem hinteren Teile nach außen konvex (Fig. 1). Sie trägt an ihrem hinteren Rande jederseits einen Condylus occipitalis, welcher sich auf dem Occipitalpfeiler fortsetzt. Zwischen den Condylen befindet sich eine schmale Incisura intercondyloidea.

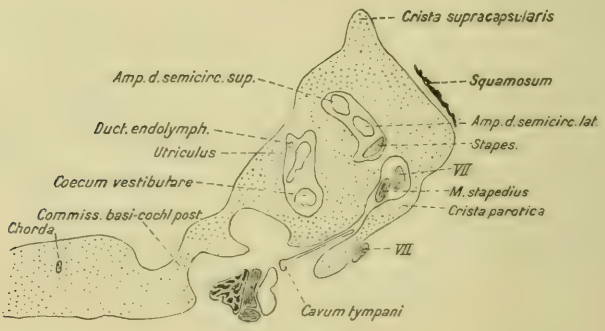
Weiter nach vorn (Fig. 3) ist die ventrale Fläche der Basalplatte flach, noch weiter proximalwärts (Fig. 4) wird sie konkav. Diese Aushöhlung im Gebiete der Pars otica der Basalplatte kommt dadurch zustande, daß von dem seitlichen Rande aus knorpelige Fortsätze in ventraler Richtung auswachsen (Fig. 8). Diese bilden die Anlagen der Processus basioccipitales, welche Fortsätze einen Teil der Begrenzung der für das Petrotympanicum bestimmten Nische bilden helfen.

[1] Bei den Umrißzeichnungen ist die Nummer des Schnittes stets mit angegeben. Die höhere Zahl entspricht einem weiter distalwärts gelegenen Schnitt.

An dem Occipitalpfeiler, welcher sehr kräftig entwickelt ist, läßt sich ein dickerer ventraler Abschnitt von einem dünneren dorsalen unterscheiden.

Der vordere Teil des ventralen Abschnittes ist in ganz ähnlicher Weise, wie dieses von Voit für das Kaninchen beschrieben wurde, und wie wir es auch am jüngeren *Phocaena*-Stadium feststellen konnten, zu einer Lamina alaris ausgezogen (Fig. 2), welche den hinteren Teil der Ohrkapsel umfaßt und sich mit derselben verbindet. Es kommt so die Commissura occipito-capsularis zustande, welche eine Verbindung zwischen Ohrkapsel und Occipitalpfeiler herstellt (Fig. 2). Ventral von dieser Commissur hat die Lamina alaris einen freien Rand. Derselbe trägt einen proximalwärts gerichteten Fortsatz,

Fig. 3.



Schnitt 551.

welcher als Processus paracondyloideus zu bezeichnen ist. Der freie Rand der Lamina alaris bildet die seitliche Begrenzung des Foramen jugulare und der von dieser Öffnung ausgehenden Fissura occipitocapsularis.

Die dorsale Hälfte des Occipitalpfeilers ist zu einer breiten Platte entwickelt, welche wesentlich der Lamina supracapsularis des jüngeren Stadiums entspricht. Dort reichte diese jedoch weiter nach vorn; eine Andeutung dieser früheren Ausdehnung hat sich erhalten in einem platten Knorpelstab (Fig. 1, Fig. 2 links), welcher sich vom vorderen Rande der Supracapsularplatte in der Richtung der Ohrkapsel erstreckt, ohne sich jedoch mit derselben zu verbinden.

Das Foramen jugulare dient in gewöhnlicher Weise zum Durchtritt der Vena jugularis und eines Nervenkomplexes, welcher aus Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius besteht.

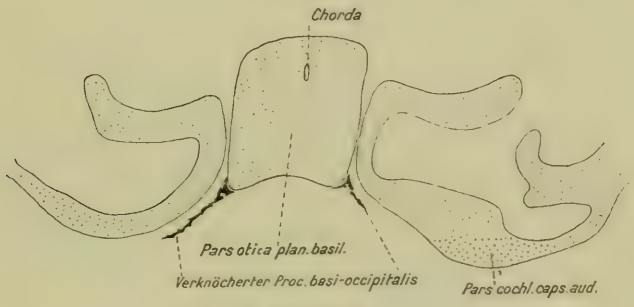
Das Tectum posterius bildet die dorsale Begrenzung des Foramen magnum, es verbindet die beiderseitigen Occipitalpfeiler.

Es stellt eine teilweise verknöcherte Knorpelplatte dar, deren nach dem Schädelinneren zu gewandte Fläche proximal- und ventralwärts sieht, deren äußere Fläche nach dorsal und distal gewendet ist.

Ersatzverknöcherung wird an fünf Stellen, einer unpaaren und zwei paarigen, wahrgenommen.

Am weitesten fortgeschritten ist die Verknöcherung im Gebiet des Tectum posterius (Supraoccipitale). Die Knochenbalken bilden sich hauptsächlich an der nach dem Schädelinneren gekehrten Fläche und erstrecken sich auch über die am meisten dorsal gelegenen Teile der Occipitalpfeiler. An der Basis der Occipitalpfeiler ist der Anfang der Verknöcherung wahrnehmbar in Gestalt von dünnen Knochen-

Fig. 4.



Schnitt 508.

plättchen, welche sich im Gebiet des Foramen nervi hypoglossi sowohl an der Innen- als an der Außenseite des Knorpels zeigen (Pleurooccipitalia).

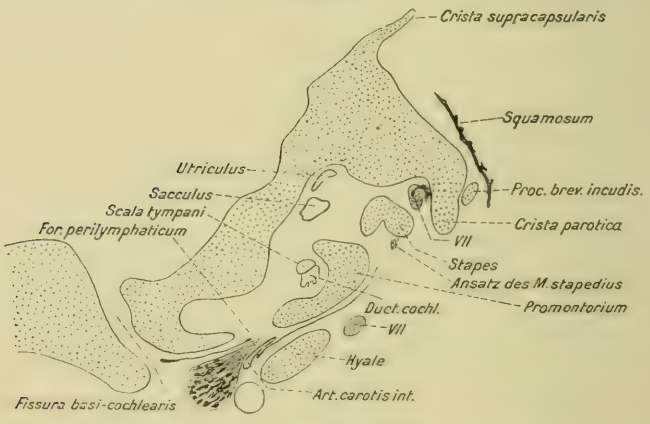
Die dritte Verknöcherungsstelle befindet sich am vorderen Ende der knorpeligen Flügel, welche von der ventralen Seite der Pars otica der Basalplatte ausgehen (Fig. 4) (Processus basioccipitalis). Am erwachsenen Schädel setzt dieser Fortsatz sich in den hinteren Teil des Pterygoid fort. Der Processus basioccipitalis verknöchert demnach von einem selbständigen Knochenkern aus. In der Basalplatte selbst ist von Verknöcherung noch nichts wahrzunehmen.

Oticalregion.

Zwischen den Ohrkapseln verschmälert sich die Basalplatte (Pars otica der Basalplatte), in distaler und in proximaler Richtung nimmt ihre Breite zu; sie hat demnach im Gebiete der Oticalregion Hantelform.

Von der Ohrkapsel ist die Schädelbasis auch in diesem Stadium durch einen Spalt getrennt (Fissura basicochlearis, Fig. 5), welcher nur durch zwei schmale, im Niveau der inneren Schädelfläche liegende Commissuren unterbrochen wird. Über die Lage dieser knorpeligen Brücken (Commissura basicochlearis anterior et posterior), welche die Basalplatte mit der Ohrkapsel verbinden, orientieren die Fig. 10 (*Comm. basicochl. ant.*) und 3 (*Comm. basicochl. post.*). Besonders die letztere Brücke stellt nur eine sehr schwache Verbindung dar. Diese Tatsache gewinnt erhöhtes Interesse durch den Vergleich dieser Commissur mit derjenigen am jüngeren *Phocaena*-Schädel. Wie aus der Betrachtung der Dorsalansicht des letzteren ersichtlich, bestand dort

Fig. 5.



Schnitt 536.

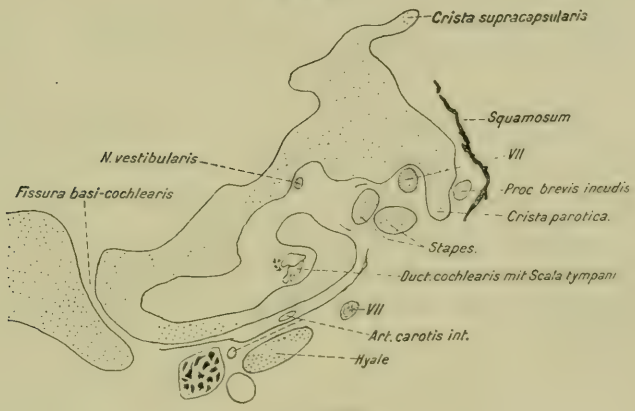
diese Commissur aus einer in proximo-distaler Richtung ziemlich ausgedehnten Knorpelbrücke. Von dieser Verbindungsplatte ist hier nur ein schmaler Knorpelstreifen übrig geblieben. Auch die vordere Commissur ist relativ ein wenig schmäler geworden. Hierin ist wohl ein einleitendes Symptom der Loslösung der Ohrkapsel aus dem Schädel zu erblicken.

Eine Abgrenzung der Pars otica der Basalplatte in proximaler Richtung fehlt, sowohl nach vorn wie nach hinten setzt sie sich homokontinuierlich in axialen Knorpelteilen fort. In distaler Richtung bildet jedoch, wie oben erwähnt, die Bodenfläche der Pars otica mit derjenigen der Pars occipitalis einen nach oben offenen, stumpfen Winkel, was auf eine Aufrichtung des hinteren Abschnittes der Basalplatte hinweist, wie wir sie auch am erwachsenen Schädel kennen.

Die Ohrkapsel. Es ist schwierig, die Gesamtform der Ohrkapsel durch einen Vergleich mit einem anderen Gegenstand zu charakterisieren. Am nächsten liegt der Vergleich mit einem Gummiball, dessen nach dem Schädelinneren blickender Wandbezirk gegen die nach außen und vorn sehende Wand eingedrückt ist, so daß daraus eine Schale mit doppelter Wand entsteht. Dieser Vergleich ist jedoch nur auf die äußere Oberfläche der Ohrkapsel zu beziehen, nicht auf die komplizierte inwendige Raumgestaltung.

Derjenige Teil der Ohrkapsel, welcher lateral, distal und dorsal gelegen ist, ist als Pars canalicularis zu bezeichnen. Wie beim jüngeren Stadium, ist auch hier dieser Abschnitt klein im Vergleich

Fig. 6.



Schnitt 539.

zur viel größeren Pars cochlearis, welche medial, proximal und ventral von ersterem gelegen ist.

Die Pars cochlearis bildet einen Teil des Bodens der Hirnkapsel, die Pars canalicularis beteiligt sich an der seitlichen Begrenzung derselben.

Von den Verbindungen der Ohrkapsel lernten wir bereits die Commissura basi-cochlearis anterior und posterior kennen. Außer durch diese Brücken ist die Kapsel befestigt an dem Occipitalpfeiler, durch die Commissura occipito-capsularis (Tafelfig. III, Fig. 2). Diese stellt eine ziemlich breite Verbindung zwischen dem dorsalen Rande der Lamina alaris und dem distalen Ende der Pars canalicularis dar.

Eine vierte Commissur schließlich stellt die Verbindung her mit der Ala orbitalis. Diese Commissura capsulo-orbitalis zeigt Eigenartigkeiten, worauf hier näher einzugehen ist. Sie entspringt an der

Ohrkapsel als die Fortsetzung einer Leiste, welche als kammförmige Erhebung den dorsalen Rand der Ohrkapsel bildet (Fig. 2, 3, 5, 6, 8) und welche als Crista supracapsularis in den Figuren angedeutet ist. Wie aus diesen ersichtlich, nimmt ihre Höhe in proximaler Richtung zu.

Wenige Schnitte proximalwärts, nachdem die Crista in den distalen Teil der Commissura capsulo-orbitalis übergegangen ist, biegt diese sich in dorsaler Richtung, bald darauf wieder in proximaler Richtung um (Tafelfig. III). Wir können demnach an der Commissur drei Teile unterscheiden: eine Pars posterior horizontalis, eine Pars verticalis und eine Pars anterior horizontalis. Letztere stellt die Verbindung mit dem Orbitalflügel her. Zwei flache Fortsätze, welche in distaler und ein wenig dorsaler Richtung verlaufen, gehen von der Commissura capsulo-orbitalis aus. Der größte befindet sich an der Stelle, wo die Pars verticalis in die Pars anterior horizontalis übergeht. Ein kleinerer geht von der Pars anterior horizontalis aus in der Nähe der Stelle, wo diese in die Ala orbitalis übergeht. Es ist wahrscheinlich, daß der größere hintere Fortsatz als eine kleine Lamina parietalis gedeutet werden muß. Das Os parietale ist ihm seitlich angelagert. Demnach wäre in der Pars anterior horizontalis eine Commissura orbito-parietalis, in den Partes verticalis und posterior horizontalis eine Commissura capsulo-parietalis zu erblicken.

Hervorzuheben ist, daß auch hier wiederum eine Commissura alicochlearis fehlt.

An der Ohrkapsel ist eine nach außen sehende Oberfläche von einer nach dem Schädelinneren gekehrten Oberfläche zu unterscheiden. Als Stelle, wo diese ineinander übergehen, haben wir am dorsalen Rande der Ohrkapsel schon die Crista supracapsularis kennen gelernt.

Auch die Ursprungsgebiete der Commissuren sind als Stellen zu bezeichnen, wo die innere Oberfläche in die äußere übergeht. Zwischen den Commissuren stellt ein freier Rand dieses Übergangsgebiet dar (Tafelfig. I).

Ein distaler Abschnitt dieses freien Randes, zwischen der Commissura occipito-capsularis und der Commissura basi-capsularis posterior gelegen, bildet medial die vordere Begrenzung des Foramen jugulare, lateral die vordere Begrenzung der Fissura occipito-capsularis, welche eine laterale Fortsetzung des Foramen jugulare darstellt.

Zwischen der vorderen und hinteren basi-cochlearen Commissur bildet der freie Rand die laterale Begrenzung der Fissura basicochlearis.

Nach vorn beteiligt sich derjenige Abschnitt des freien Randes,

welcher zwischen der Commissura basi-cochlearis anterior und der Commissura Capsulo parietalis (Capsulo orbitalis) gelegen ist, an der Begrenzung der großen Fenestra spheno-parietalis. An der distalen Begrenzung derselben ist aber außerdem das Tegmen tympani beteiligt, hierauf ist weiter unten zurückzukommen.

Die Form der Pars canalicularis wird durch ihren Inhalt wenig beeinflußt. Die Kanäle liegen tief unter der Knorpeloberfläche. Nur der Ductus semicircularis superior erzeugt einen schwachen Wulst an der inneren Oberfläche (Fig. 2, 3).

Medial und ventral von diesem Wulst bezeichnet eine Rinne die Verlaufsrichtung des Crus commune.

An der Ohrkapsel als Ganzes können wir wiederum eine obere und untere Fläche unterscheiden. Die obere Fläche, welche nach dem Schädelinneren gerichtet ist, ist im allgemeinen konkav, was zur Folge hat, daß der vordere Teil derselben nach hinten, der laterale Teil nach medial sieht.

Die äußere konvexe Fläche hat einen medialen Teil, welcher ventralwärts sieht, an diesen schließt sich nach der Seite ein lateralwärts blickender, nach vorn ein proximalwärts blickender Abschnitt an.

Die Pars canalicularis besitzt außer der nach außen und der nach innen gerichteten Fläche noch eine nach ventral und distal blickende Oberfläche, welche nach vorn und oben den Raum begrenzt, dessen distale und seitliche Begrenzung die Lamina alaris liefert (Recessus supra alaris, Voit). Der oben beschriebene, vom Ductus semicircularis superior erzeugte Wulst und die darunter gelegene Rinne liegen an der inneren Oberfläche der Pars canalicularis (Fig. 2). Auf dem Boden der Rinne befindet sich eine Öffnung, welche in einen sehr kurzen in proximaler Richtung verlaufenden Kanal führt. Durch diesen Kanal verläßt der Ductus endolymphaticus das Innere der Ohrkapsel. Die distale Fortsetzung der Rinne enthält also den Ductus endolymphaticus (Fig. 2), welcher weiter nach hinten in eine Blase übergeht (Fig. 1, 2 links), dessen Wände gegeneinander liegen.

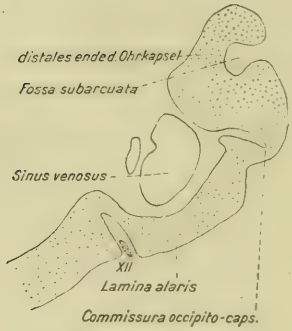
Mehr nach vorn geht die innere Oberfläche der Pars canalicularis in den lateralen Rand des Meatus acusticus internus über.

An der äußeren Wand der Pars canalicularis nahe dem distalen Ende derselben befindet sich eine weite Öffnung, welche in einen mit Bindegewebe angefüllten Hohlraum führt (Fig. 7). Bei dem jüngeren *Phocaena*-Embryo lernten wir einen ähnlichen Hohlraum kennen, welcher dort durch zwei Kanäle mit der äußeren Oberfläche in Verbindung stand. Wir verglichen den Hohlraum mit einer Fossa

subarcuata. Diese Bezeichnung verdient auch hier Verwendung. Zwischen den drei Bogengängen (Fig. 2 rechts) dringt er proximalwärts in den massiven Knorpel der Pars canalicularis ein[1].

Die konkave obere Fläche der Pars cochlearis trägt eine Vertiefung, Meatus acusticus internus, auf dessen Boden sich drei Öffnungen befinden.

Fig. 7.

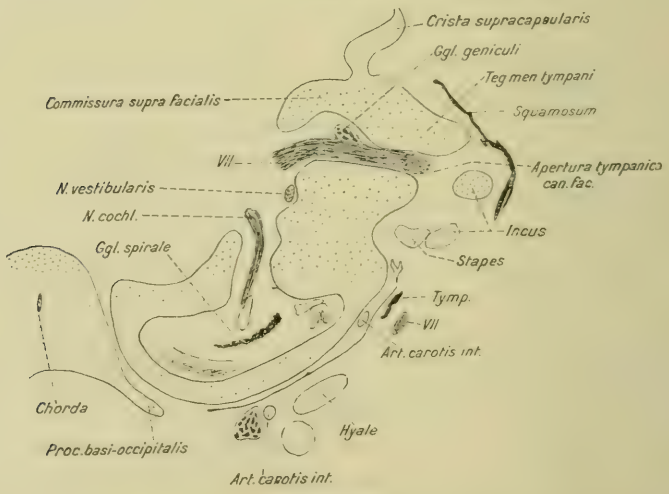


Schnitt 588.

Die größte dieser Öffnungen liegt medianwärts, sie hat ungefähr halbmondförmige Gestalt und führt den Nervus cochlearis in die Cochlea (Foramen acusticum inferius). Lateral von dieser Öffnung befindet sich eine viel kleinere für den Nervus vestibularis (Foramen acusticum superius).

Am meisten nach vorn mündet mit weiter Öffnung der primäre Facialiskanal (Fig. 8). Die innere Öffnung desselben wird nach vorn und oben begrenzt durch den Rand der Commissura praefacialis, welche hier mit gleichem Recht auch Commissura supra-facialis benannt werden könnte. Diese Verbindung der Pars cochlearis

Fig. 8.



Schnitt 521.

[1] Linkerseits steht auch bei diesem Embryo die Fossa subarcuata durch zwei Öffnungen mit der Außenwelt in Verbindung, eine größere distale und eine kleinere proximale.

und Pars canalicularis geht lateralwärts in eine Knorpelmasse über, welche eine, sich an den primären Facialiscanal anschließende Fortsetzung desselben dorsal überbrückt. Diese Knorpelmasse haben wir bei der Beschreibung des jüngeren Stadiums als Commissura praefacialis inferior bezeichnet. In diesem Stadium sind die beiden Commissuren zu einer breiten einheitlichen Commissura suprafacialis verschmolzen, welche ein Dach bildet für den Kanal, welcher den N. facialis von dem Meatus acusticus internus nach der Paukenhöhle führt. Der ursprüngliche Aufbau dieser suprafacialen Commissur aus zwei Teilen läßt sich jedoch noch feststellen und zwar durch eine Öffnung, welche sich in dem Gebiet, wo dieselbe in die Pars cochlearis übergeht, befindet. Durch diese Öffnung verläßt der N. petrosus superficialis major den Facialiskanal, sie bezeichnet zugleich die Stelle, bis wo der primäre Facialiskanal lateralwärts reicht.

Der sich lateral an diesen anschließende Canalis facialis secundarius ist erheblich enger als der primäre Facialiskanal, welcher außerdem das Ganglion geniculi enthält. Die Mündung des sekundären Facialiskanals wird Apertura tympanica benannt. Der laterale Abschnitt der Commissura suprafacialis bildet einen Teil des Tegmen tympani (Fig. 8) und setzt sich in proximaler Richtung als ein frei nach vorn ragender Zapfen fort (Processus perioticus superior). Dieser Knorpelzapfen, dessen Gewebe auf den Schnitten unscharf begrenzt ist, nähert sich dem distalwärts umgebogenen lateralen Ende der Ala temporalis. Mit diesem bildet sie eine Begrenzung für den hinteren Abschnitt des Cavum epiptericum, das hier den Namen eines »Cavum supracochleare« (Voit) verdient.

Die Apertura tympanica des Facialiskanals hat uns auf die äußere Fläche der Ohrkapsel geführt. An derselben treffen wir distal und ventral von der erwähnten Öffnung die viel größere Fenestra ovalis (Fig. 6) an. Sie blickt lateral- und proximalwärts. Sie enthält die Fußplatte des Steigbügels.

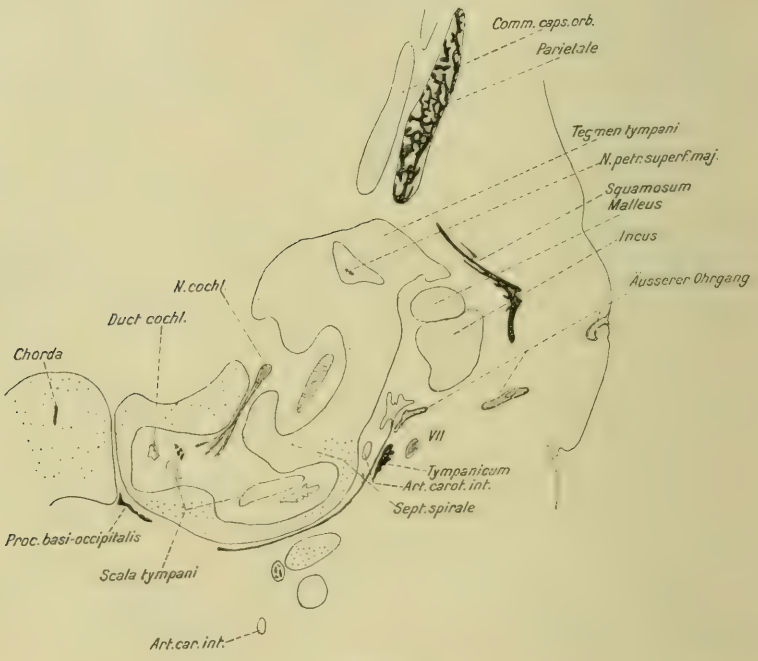
Über ihr verläuft der N. facialis in distaler Richtung, in einer Rinne gelegen. Am hinteren Umfang der Fenestra ovalis biegt diese Rinne (Sulcus facialis) in absteigender Richtung um. Die dorsale, zum Teil auch die laterale Wand dieser Rinne wird durch eine Knorpelleiste gebildet, welche vorn in das Tegmen tympani übergeht. Sie ist als Crista parotica zu bezeichnen (Fig. 5, 6). Von ihr geht der Reichertsche Knorpel aus (Fig. 3).

An ihrer nach außen gekehrten Fläche deutet eine untiefe Furche die Stelle an, wo das Crus breve an ihr befestigt ist. Diese Stelle

entspricht der medialen Wand der Fovea epitympanica, welche hier nicht von einer dorsalen Leiste überdeckt wird. Das Tegmen tympani erstreckt sich nicht so weit in distaler Richtung.

Medial vom Ursprungsgebiet des Reichertschen Knorpels verläßt der N. facialis die primitive Paukenhöhle in distaler Richtung durch das For. stylomastoideum, welches hier nach unten nicht abgeschlossen ist. Distal vom Ursprungsgebiet des Reichertschen Knorpels setzt sich die Crista parotica noch über eine kurze Strecke fort, sie

Fig. 9.



Schnitt 510.

besitzt hier einen sehr kurzen Fortsatz, welcher den Proc. mastoideus darstellt; auch dieser liegt lateral vom N. facialis. Schließlich geht die Crista parotica in die Lamina alaris über.

Über das äußere Relief der Pars cochlearis ist wenig zu sagen. An der konvexen äußeren Fläche liegt unterhalb der Fenestra ovalis das Promontorium (Fig. 5), das einen Teil des Anfangsstückes der ersten Windung beherbergt. Vor dieser Erhebung liegt eine Einsenkung, welche einen mehr central gelegenen Windungsabschnitt von der äußeren Windung abgrenzt. Mit Voit können wir sie als einen Sulcus septalis deuten, an der inneren Oberfläche entspricht ihr ein

knorpeliger Kamm, das Septum spirale (Fig. 9). Eine Öffnung, welche im distalen Übergangsgebiet von der inneren in die äußere Oberfläche der Ohrkapsel gelegen ist, verdient hier noch Erwähnung. Diese Öffnung, das Foramen perilymphaticum (Fig. 5), blickt distal und lateralwärts und liegt in der vorderen Wand des Foramen jugulare. Von ihrem oberen Rande ragt ein Knorpelfortsatz in ventraler Richtung, welcher die Öffnung unvollständig in einen kleineren medialen und einen größeren lateralen Abschnitt zerlegt. Dieser Fortsatz entspricht dem Processus intraperilymphaticus (Voit), welcher das Foramen in eine für den Aquaeductus cochleae bestimmte Öffnung und die Fenestra cochleae teilen wird.

Über das Innere der Ohrkapsel mögen ebenfalls wenige Worte genügen. Betont wurde oben schon die geringe Größe der Pars canalicularis gegenüber der stark entwickelten Pars cochlearis. Letztere enthält die zwei Windungen des Ductus cochlearis, welche durch ein, an der Kapselaußenwand befestigtes Septum spirale unvollständig voneinander getrennt sind.

Der Ductus cochlearis verläuft in einer Schraubenlinie im Gegensatz zu dem jüngeren Stadium, wo die Windungen in einer Fläche lagen. Die Achse dieser Schraube ist auch hier ziemlich genau senkrecht zur Schädelbasis gerichtet.

An den distalen Teil des großen Hohlraumes der Pars cochlearis schließt sich das Cavum vestibulare an. Dieses besitzt einen nach oben und lateral gerichteten Recessus, welcher von außen mit durch die Fußplatte des Stapes begrenzt wird. Dieser »Recessus utriculo-ampullaris superior« enthält den Recessus utriculi nebst den Ampullen des horizontalen und des oberen Bogenganges. Ein zweiter Recessus liegt medial und erstreckt sich in distaler Richtung. In diesen mündet von hinten her das Crus commune, der Ductus endolymphaticus, etwas weiter ventral der laterale Bogengang und der hintere Bogengang, dessen Ampulle gleichfalls in diesem Recessus liegt.

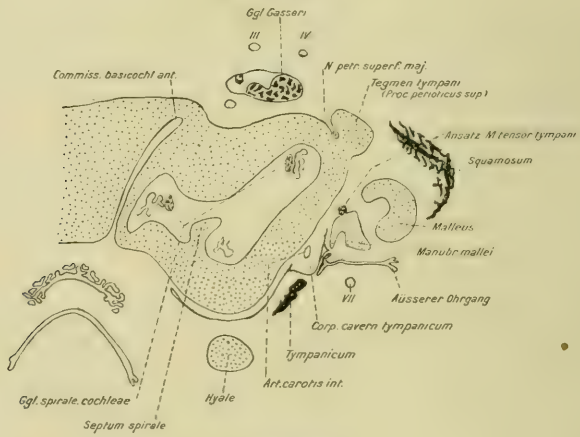
Das Foramen acusticum superius durchbohrt in schrägem Verlauf die mediale Wand des Cavum vestibulare.

Die Nerven und Gefäße der Ohrregion. Der Verlauf des N. facialis wurde oben geschildert. Es zeigt sich, daß ein wichtiger Unterschied besteht im Vergleich zum Facialisverlauf des jüngeren *Phocaena*-Embryo. Die Kanalstrecke, welche den Facialis vom Schädelinneren in die Paukenhöhle führt, liegt beim jüngeren Stadium mehr vor, hier mehr auf der Ohrkapsel. Die Verbindungen von Pars cochlearis und Pars canalicularis verändern dadurch ihre präfaciale

Lage in eine mehr suprafaciale. Dieser ontogenetische Vorgang stimmt mit dem von Gaupp angenommenen phylogenetischen Vorgang überein.

Der vom Ganglion geniculi (Fig. 8) ausgehende Nerv. petrosus superfic. major tritt, wie oben bereits erwähnt, durch eine Lücke der Commissura suprafacialis nach vorn aus dem Facialiskanal (Fig. 9, 10). Er ist weiter proximalwärts auf dem lateralen oberen Rande der Pars cochlearis zu verfolgen (Fig. 11), verdickt sich hier zu einem Ganglion (Ganglion oticum) und biegt an der vorderen Kuppel der Pars cochlearis in medialer Richtung um. Er vereinigt sich an der Basis des Proc. alaris mit einem die Carotis interna begleitenden Faden,

Fig. 10.



Schnitt 492.

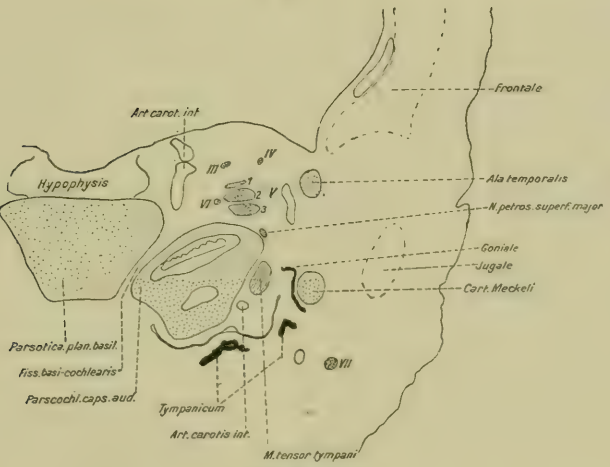
dem N. petrosus profundus major. Auch an dieser Vereinigungsstelle findet sich ein kleines Ganglion (Fig. 15). Als N. parabasalis zieht der Nerv weiter nach vorn (Fig. 13). Er liegt dabei ventral von der Stelle, wo der Proc. alaris sich mit der Ala temporalis vereinigt (Fig. 14). Vor dieser Vereinigungsstelle zieht der Nerv in zugleich proximaler und dorsaler Richtung zum Ganglion sphenopalatinum (Fig. 12, 16), welches am lateralen Teile der unteren Fläche der Basalplatte, dorsal vom Parasphenoid im Cavum epiptericum gelegen ist.

Der N. acusticus besteht wie gewöhnlich aus einem N. vestibularis und einem N. cochlearis. Ersterer dringt durch das kleine Foramen acusticum superius in das Vestibulum ein (Fig. 6, 8). Seine unscharf begrenzten Äste lassen sich leider nicht mit genügender Sicherheit verfolgen, so daß ich darüber nichts aussagen möchte. Durch das

größere For. acusticum inferius dringt der N. cochlearis ein. Seine Bündel begeben sich an das bereits wohlentwickelte Ganglion spirale cochleae (Fig. 8, 9).

Das Ganglion Gasseri liegt auf dem vorderen Abschnitt der oberen Fläche der Pars cochlearis (Fig. 10). Über seine Verzweigung wird bei Besprechung der Orbito-temporal-Region die Rede sein, dort soll auch auf den Verlauf der Arteria carotis interna eingegangen werden. Hier sei von diesem Gefäß nur sein Verhalten zur Ohrkapsel besprochen. Proximal von den Nervenstämmen, welche durch das Foramen jugulare das Schädelinnere verlassen, tritt die Art. carotis interna, in distaler Richtung verlaufend, an die ventrale Fläche der

Fig. 11.



Schnitt 464.

Cochlea (Fig. 8, 9). Sie liegt dabei außerhalb der Paukenhöhlenanlage (Fig. 6). In der Gegend des Foramen perilymphaticum biegt sie mit scharfem Winkel proximalwärts (Fig. 5) um und gelangt nun in den Raum zwischen dem inneren Blatt der Paukenhöhle und dem Knorpel der Pars cochlearis. In diesem Raume zieht sie nach vorn. Auf den Fig. 6, 8, 9 findet man das Gefäß also zweimal getroffen. Der medial gelegene Querschnitt gehört der in distaler Richtung verlaufenden, außerhalb der Paukenhöhle gelegenen Gefäßstrecke an. Der laterale Querschnitt liegt medial von der Paukenhöhle im Bindegewebe, das die Cochlea bedeckt. Schon im Gebiete der Fig. 9, stärker aber noch in weiter proximal gelegenen Schnitten (Fig. 10, 11) ist die Carotis umgeben von einem Venenplexus, welcher das innere

Blatt der Paukenhöhlenwand in lateraler Richtung ausbuchtet. Wir gehen wohl nicht fehl, hierin die Anlage des von Boenninghaus beschriebenen Corpus cavernosum tympanicum zu erblicken. Die Carotis liegt auch weiter nach vorn an der Basis dieses Gefäßzapfens.

Vor dem proximalen Ende der Pars cochlearis angelangt, biegt sie sich in medialer Richtung um (Fig. 15, rechts, 13) und bildet einen nach vorn konvexen Bogen, welcher unter dem Proc. alaris gelegen ist. Vom medialen Ende dieses Bogens steigt dann das Gefäß empor, hinter dem Ursprung des Proc. alaris gelegen (Fig. 15, links). Eine Arteria stapedia fehlt.

Die Paukenhöhle hat wesentlich die Gestalt eines capillaren Spaltes. Die äußere Wand ist fast überall mit der inneren Wand in Berührung. Nur in der Nähe des Umschlagrandes ist auf dem Querschnitt die Lichtung als kleiner Hohlraum zu erkennen.

Auf den Figuren 9 und 10 sieht man das Epithel des äußeren Gehörganges sich flächenhaft an dem Epithel des Cavum tympani ausbreiten. Es ist hier die Anlage der Membrana tympani zu erkennen. Der Hammerstiel reicht bis an diese Stelle, ohne zwischen die beiden Epithelschichten einzudringen (Fig. 10). Weiter nach vorn liegt die Tuba auditiva ventral vom Parasphenoid (Fig. 12, 16). Ihre Einmündungsstelle ist in Fig. 17 getroffen.

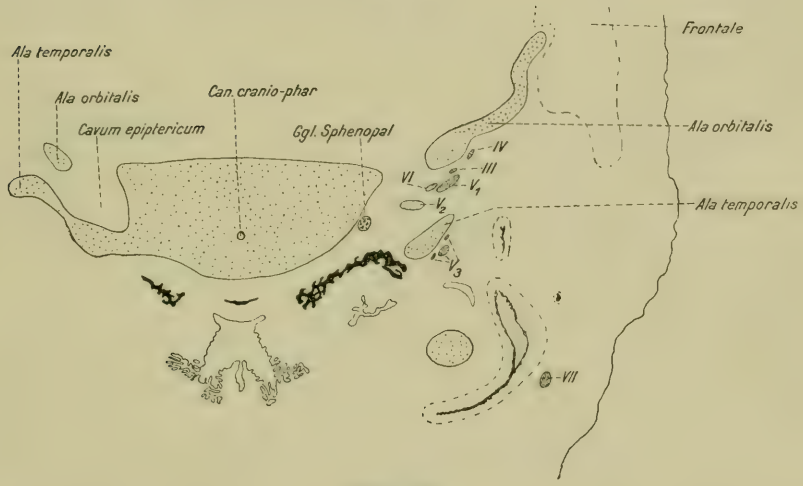
Visceralskelet. Die geringe Entfaltung der Fovea epitympanica macht, daß die Anlagen der Gehörknöchelchen frei an der äußeren Oberfläche der Capsula auditiva zutage liegen. Der Meckelsche Knorpel, der in seinem proximalen Abschnitt nichts Auffallendes bietet, biegt sich, an der unteren Fläche der Cochlea angekommen, ein wenig lateralwärts und verbreitert sich dabei zu einer nach außen konvexen, gebogenen Platte. Vom unteren Rande dieser Platte ragt ein Fortsatz in medialer, ventraler und distaler Richtung vor. Er stellt das Manubrium mallei dar (Fig. 10). Dieses zeigt einen eigenartigen gekrümmten Verlauf, sein zugespitztes Ende ist ventralwärts gerichtet. An den Knick heftet sich die Sehne des Musc. tensor tympani an (Fig. 10). Distal von der Ursprungsstelle des Hammerstieles articuliert der Hammer mit dem Amboß. Die Gelenkfläche besteht aus einem größeren medialen und einem kleineren lateralen Abschnitt, diese treffen sich in scharfem Winkel in einer Leiste, welche proximalwärts in den Knorpel des Hammers eindringt.

Der Incus besteht aus einem Körper, welcher die Gelenkfläche trägt (Fig. 9), und zwei Fortsätzen von ungefähr gleicher Länge. Der schlankere Proc. brevis ist rein distalwärts gerichtet, seine Lage

in der Fossa incudis wurde oben schon erwähnt (Fig. 6, 5). Der Processus longus stellt die Verbindung mit dem Steigbügel her (Fig. 8), er liegt weiter lateralwärts als der Hammerstiel und distal von demselben. Sein Endstück ist medialwärts umgebogen, an dieses schließt sich der Stapes an. Dieser liegt distal vom Incus (Fig. 5, 6), zeigt eine Durchbohrung, wodurch kein Blutgefäß tritt. Seine Fußplatte liegt in der Fenestra ovalis, besonders der hintere Abschnitt dringt tief in dieselbe ein und wird nach außen vom Rande des ovalen Fensters überlagert (Fig. 3).

Von dem Ursprung des Hyale am Rande der Crista parotica

Fig. 12.



Schnitt 425.

war oben schon die Rede, sein weiterer Verlauf in proximaler Richtung ist auf den Figuren zu verfolgen.

Orbito-temporal-Region.

Der Boden wird durch eine besonders kräftig entwickelte Balkenplatte gebildet, an welcher seitlich die Orbital- und Temporalflügel befestigt sind. In primitiver Weise ist der Temporalflügel von der Begrenzung der Hirnkapsel ausgeschlossen. Sie bildet den Boden des Cavum epiptericum. Das zeigt ein Blick auf die Fig. 12. Die Ala temporalis wird teilweise vom Orbitalflügel bedeckt. Auffallend ist schon bei flüchtiger Betrachtung die Lückenhaftigkeit der seitlichen Begrenzung der Orbito-temporal-Region. Fassen wir die einzelnen Teile näher ins Auge.

Der Boden geht ohne Unterbrechung aus dem vorderen Abschnitt der Basalplatte hervor. Eine leichte Erhebung, Crista transversa, deutet die Grenze an. Vor dieser Crista transversa ist in einer untiefen Mulde die Hypophysis gelegen. Der proximale Bodenabschnitt der Mulde steigt etwas steiler an, in ihm befindet sich der trichterförmige Zutritt zu einem in proximaler Richtung verlaufenden Kanal (Fenestra hypophyseos). Dieser ist nicht ganz vollständig erhalten, nahe seinem vorderen Ende fehlt er auf einigen Schnitten. Er ist

Fig. 13.

Schnitt 441.

auf den Figuren 12, 13, 14, 16 angegeben. Seine ventrale Öffnung wird von unten her bedeckt durch das distale Ende des Vomer.

Vor der Hypophysengrube verbreitert sich die Trabekelplatte und trägt jederseits einen seitlichen Fortsatz, welcher zwischen den Ansatzstellen der Ala temporalis und der Radix anterior des Orbitalflügels gelegen ist.

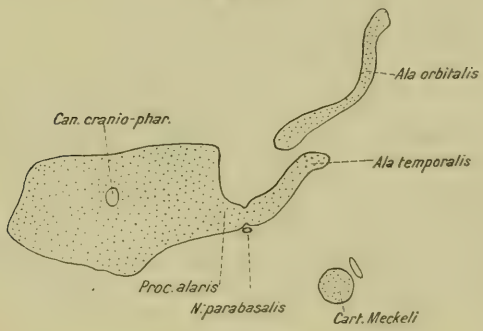
Der vordere Abschnitt der Trabekelplatte ist stark in die Länge ausgezogen. Er bildet die Verbindung zwischen der Orbito-temporal-Region und der Ethmoidalregion. Die vordere Wurzel des Orbitalflügels entspringt ziemlich weit distalwärts von der Ethmoidalregion. Die Fissura orbito-nasalis ist daher breit. Sie ist dorsalwärts nicht durch eine Commissura spheno-ethmoidalis abgeschlossen.

Die Dicke der Balkenplatte nimmt in proximaler Richtung zu.

Mehr nach vorn hat sie auf dem Querschnitt dreieckige Gestalt (Fig. 18). Die ventralwärts gerichtete Spitze dieses Dreiecks ist abgerundet. Am Modell zeigt sie sich als ein kielartiger Wulst, welcher sich in den ventralen Rand des Septum nasi fortsetzt. Es ist nicht zweifelhaft, daß wir es hier mit einem schwach ausgeprägten Septum interorbitale zu tun haben.

Die Ala temporalis entspringt als ziemlich breite Platte in der Gegend des dorsalen Einganges der Fenestra hypophyseos (Fig. 13). Ihr Ursprungsgebiet liegt ziemlich weit ventral, wie der ganze Temporalflügel eine ventrale Lage zum Orbitalflügel einnimmt (Fig. 14). Von einer Gliederung in zwei verschiedene Abschnitte ist auf manchen Schnitten eine Andeutung vorhanden (Fig. 14). Ein Wurzel-

Fig. 14.



Schnitt 438.

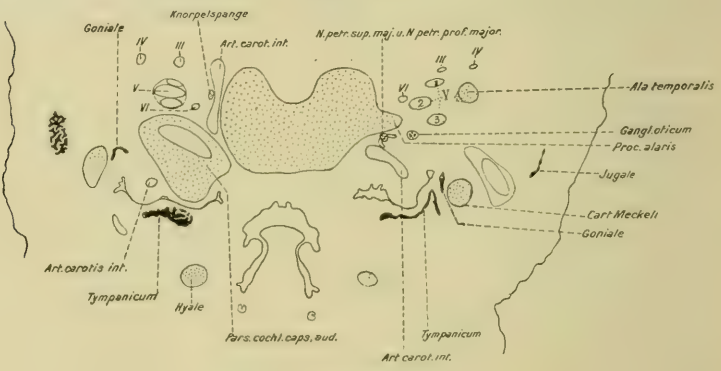
abschnitt (Processus alaris) läßt sich von dem lateralen eigentlichen Temporalflügel abgrenzen. Daß sich dieses beim jüngeren Stadium nicht feststellen läßt, ist vielleicht der dort angewandten sagittalen Schnittrichtung zuzuschreiben, vielleicht aber auch eine Andeutung, daß der laterale Teil der Ala temporalis sich erst sekundär abschnürt (Voit p. 137).

Die Gestalt des Temporalflügels ist eine einfache. Sie stellt eine lateralwärts gerichtete Knorpelspange dar, deren medialer Teil zugleich nach vorn, deren lateraler Teil zugleich distalwärts gerichtet ist.

Sie besitzt keine Verbindung mit der Ohrkapsel (Commissura ali-cochlearis). Den seitlichen Teil des Temporalflügels, den lateral vom Proc. alaris gelegenen Abschnitt, können wir mit der Lamina ascendens anderer Säugerprimordialcranien vergleichen. Wie dort, stellt sie auch hier eine ventrale und seitliche Begrenzung des Ca-

vum epiptericum dar. Nur sind diese Wandabschnitte hier sehr unvollkommen geblieben. Das laterale, distalwärts umgebogene Ende des Temporalflügels rückt in die Nähe eines von der Oticalregion nach vorn auswachsenden Bodenabschnittes für das Cavum epiptericum. Dieser hintere Teil des Bodens wird durch das Tegmen tympani gebildet (siehe Oticalregion). Auf den Längsschnitten des jüngeren Stadiums ist ein bindegewebiger Zusammenhang in Gestalt einer Membran anzutreffen, welche diese beiden Knorpelteile verbindet; die Membran ist als ein distaler Abschnitt der Membrana spheno-obturatoria Gaupps aufzufassen.

Fig. 15.



Schnitt 541.

Auf den Querschnitten des älteren Stadiums ist die Lamina spheno-obturatoria als bindegewebiger Zug nicht oder doch nur sehr undeutlich zu erkennen.

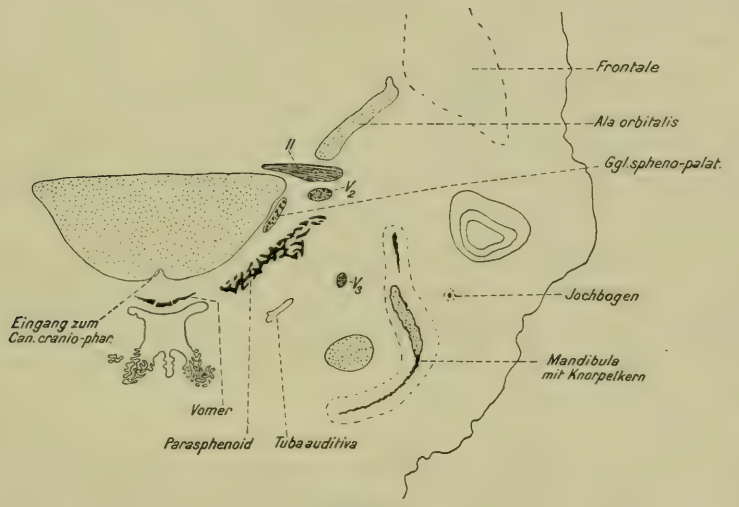
Beim jüngeren *Phocaena*-Embryo wurde an der Basis des Temporalflügels ein kleines Knorpelstück gefunden, in welchem wir einen übriggebliebenen Teil der früheren Bodenplatte der betreffenden Schädelregion anzutreffen glaubten. Es bildete einen unvollkommenen lateralen Abschluß des Foramen caroticum.

Ein ganz ähnliches Gebilde läßt sich bei dem älteren Stadium nachweisen (Fig. 15, links). Es tritt beiderseits auf und verhält sich auch ganz gleich rechts und links. Im Gegensatz zum jüngeren Stadium hängt es nicht knorpelig mit dem Ursprungsgebiet des Temporalflügels zusammen. Es hat die Gestalt eines kleinen, länglichen, seitlich zusammengedrückten Stabes, dessen vorderes Ende in einen Bindegewebsstrang übergeht, der sich dorsal von der Wurzel der Ala temporalis verliert. Im Vergleich zum jüngeren Stadium scheint

es ein wenig distalwärts gerückt, so daß man es auf Schnitten unmittelbar hinter dem Ursprungsteil der Ala temporalis findet. Es bildet eine laterale Begrenzungsspange der Arteria carotis (Fig. 15). Bezüglich seiner Bedeutung kann ich auf die Beschreibung des jüngeren Stadiums verweisen. Hier sei nur noch daran erinnert, daß auch beim jungen menschlichen Embryo die Carotis interna zeitweise lateral von einer Knorpelspange begrenzt wird [1], welche später verschwindet.

Die Ala orbitalis zeichnet sich durch das Vorhandensein nur einer einzigen Wurzel, der Taenia prooptica, aus. Das jüngere Sta-

Fig. 16.



Schnitt 447.

dium besaß auch die hintere Wurzel, welche freilich nur durch einen sehr dünnen Stiel mit der Balkenplatte zusammenhing.

Dasselbe läßt sich hier von der Taenia prooptica (Fig. 17, 18) sagen, diese stellt einen dünnen Knorpelstab dar, der unmittelbar nach seinem Ursprung an dem oberen seitlichen Rande der Lamina trabecularis nach hinten umbiegt und erst darauf in eine breitere Platte, den Orbitalflügel (Fig. 16, 12) übergeht. Diese Platte hat dreieckige Gestalt, sie besitzt einen vorderen zugleich oberen Rand, einen medialen Rand und einen distalen Rand. An der Ecke, wo der obere vordere Rand mit dem medialen Rande zusammenstößt, geht die Platte

[1] M. Jacoby, Ein Beitrag zur Kenntnis des menschlichen Primordialcraniums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895.

in die Taenia prooptica über. Der mediale Rand läuft ungefähr parallel zum oberen lateralen Rande der Trabekelplatte.

Die Ecke, wo der mediale Rand und der distale Rand zusammentreffen, bildet einen distalwärts gerichteten Fortsatz, welcher dorsal von der Ala temporalis gelegen ist (Fig. 13, 14). Sie bildet einen Abschnitt des Daches des Cavum epiptericum, einen erhalten gebliebenen Abschnitt des ursprünglichen Schädelbodens, welcher an den proximalen Abschnitt der Taenia clinoorbitalis des *Echidna*-schädels erinnert.

Die laterale Ecke des Orbitalflügels, wo sich der obere vordere und der distale Rand treffen, bildet eine kleine, ungefähr senkrecht gestellte Platte, von wo aus eine distal gerichtete knorpelige Verbindung mit der Ohrkapsel besteht (Commissura orbito-capsularis).

Die Ala orbitalis besitzt keine Verbindung mit seitlichen Teilen der Nasenkapsel. Diese Commissur fehlte auch dem jüngeren Stadium. Wie dort ist auch hier die Ala temporalis als klein zu bezeichnen, relativ scheint ihre Größe im Vergleich zum jüngeren Embryo noch abgenommen zu haben.

Von der Radix posterior sind keine Andeutungen mehr vorhanden. Dem Foramen opticum fehlt daher eine hintere Begrenzung, es bildet eine proximale Ausbuchtung der Öffnung, deren hinterer Abschnitt der Fissura orbitalis superior, deren vorderer Abschnitt dem Foramen opticum entspricht.

Das Cavum epiptericum läßt sich, wie aus dem oben Mitgeteilten hervorgeht, nicht scharf begrenzen, besonders deshalb nicht, weil die Lamina spheno-obturatoria nicht einwandfrei nachweisbar ist. Nimmt man statt dessen eine Fläche, welche die mediale Begrenzung der Kaumuskeln bildet, so entspricht diese wohl der Hauptsache nach der Membran, welche bei *Echidna* von Gaupp als Membrana spheno-obturatoria bezeichnet wurde. Wie diese, bildet sie eine laterale Begrenzung des Cavum epiptericum, welche anschließt an den unvollkommenen Boden, der durch die Ala temporalis gebildet wird.

Das Cavum epiptericum ist noch keineswegs im Schädelraum aufgenommen, die große Ausdehnung des Orbitalflügels in distaler Richtung bildet ein Dach des Cavum epiptericum, welches diesen Raum von der Teilnahme an der Hirnkapsel ausschließt. Dies gilt besonders für den vorderen Teil des Cavum epiptericum.

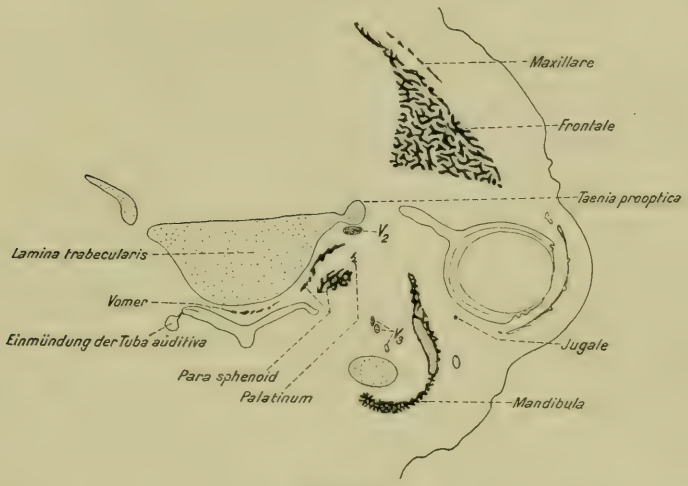
Von der Beteiligung der Knochen an der Begrenzung des Cavum epiptericum soll bei Behandlung derselben erst die Rede sein.

Nerven und Gefäße der Orbito-temporal-Region. Das Ganglion Gasseri stellt ein ellipsoides Gebilde dar, welches auf der Pars cochlearis capsulae auditiva ruht (Fig. 10).

Aus dem proximalen Ende gehen Nervenfasern hervor, welche sich alsbald in drei, in dorsoventraler Richtung aufeinander lagernde Stämme spalten (Fig. 11).

Von diesen drei Trigeminusästen, welche anfangs alle drei im Cavum epiptericum[1] liegen, verläßt der dritte Ast V_3 den genannten Raum hinter der Ala temporalis (Fig. 13, 15).

Fig. 17.



Schnitt 386.

Der erste und zweite Ast ziehen im Cavum epiptericum, also dorsal von der Ala temporalis, weiter nach vorn (Fig. 13).

Der erste Ast verläuft dabei allmählich mehr lateralwärts, gemeinschaftlich mit den Nerven der Augenmuskeln tritt er zwischen Temporal- und Orbitalflügel hindurch und erreicht die Orbita, wo die Nerven nicht weiter verfolgt werden können.

Der zweite Ast hat eine mehr mediane Lage (Fig. 12, 16), er kreuzt den Nervus opticus an dessen ventraler Seite, liegt weiter vorn ventral von der Taenia prooptica (Fig. 17) und kann bis in die Ethmoidalregion verfolgt werden (Fig. 19).

Das Ganglion sphenopalatinum hat die Gestalt eines länglich

[1] Nach Voit ist dieser distale Abschnitt des Cavum epiptericum vom proximalen als Cavum supracochleare zu unterscheiden.

abgeplatteten Gebildes, das seitlich von der Basalplatte, dorsal vom Parasphenoid gelegen ist (Fig. 12, 16).

Die Augenmuskelnerven sind im Cavum epiptericum nachweisbar. Der N. abducens liegt ventral und medial vom Trigeminusganglion (Fig. 10) und bei der Aufspaltung des Trigeminus in seine drei Äste medial vom ersten Ast (Fig. 13), mit welchen er die Orbita betritt.

Der N. oculomotorius und der N. trochlearis liegen dorsal vom Trigeminusganglion, über welchem sie sich in lateraler Richtung der Fissura orbitalis superior nähern. Der N. trochlearis bleibt dabei lateral vom N. oculomotorius. Über ihren Verlauf orientieren die Fig. 10, 11, 12, 13, 15).

Die Arteria carotis interna betritt das Schädelinnere medial vom N. abducens (Fig. 15). Sie verläuft an dem proximalen Ende der Pars cochlearis entlang in medialer und ein wenig distaler Richtung (Fig. 15 rechts) und betritt das »Cavum supracochleare«, in welchem sie medial vom Ganglion Gasseri und N. abducens liegt. Das Gefäß steigt nun in geradem Verlauf dorsal- und ein wenig proximalwärts empor (Fig. 15 links) und wird dabei lateralwärts von dem kleinen Knorpelstück begrenzt, welches oben schon beschrieben wurde. Est nachdem es an diesem Knorpelstück vorbei ist, betritt die Carotis das primäre Schädelcavum. Ein Ast dringt sofort in das Gehirn ein, ein anderer verläuft geschlängelt lateralwärts. In der Umgebung des letzteren Gefäßes sind auch viele Querschnitte von Venen anzutreffen, welche wohl die Anlage des Sinus cavernosus bilden.

Es besteht nach dem oben Gesagten Übereinstimmung in dem Verlauf des Gefäßes bei diesem und beim jüngeren Stadium, was dort über den Vergleich der *Phocaena*-Carotis mit derjenigen des Kaninchens und *Echidna* gesagt wurde, gilt auch hier.

Ethmoidalregion.

Nach Gaupp unterscheidet man an der Nasenkapsel u. a. folgende Teile: Septum, Boden (Solum nasi) Seitenwand (Paries nasi), Dach (Tectum nasi) und Planum antorbitale.

Versuchen wir an unserem Embryo, diese Teile wiederzufinden und ihr gegenseitiges Verhalten festzustellen.

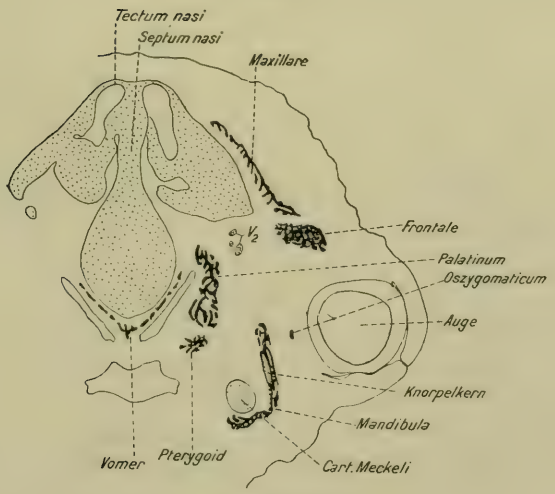
Septum nasi. Die Verbindung zwischen Orbito-temporal-Region und Ethmoidalregion wird durch einen dicken, auf dem Querschnitt ungefähr dreieckigen Knorpelstab zustande gebracht, dessen nach unten gerichteter abgerundeter Rand als ein verdicktes Septum interorbitale zu betrachten ist (Fig. 18).

Der stumpfe Rand des Septum interorbitale setzt sich nach vorn in den gleichfalls abgerundeten unteren Rand des Nasenseptums

Fig. 18.

Schnitt 363.

Fig. 19.



Schnitt 328.

fort. Dieses setzt sich nach vorn in einem im Vergleich zum jüngeren Stadium längeren Rostrum fort. Die Spitze des Rostrums

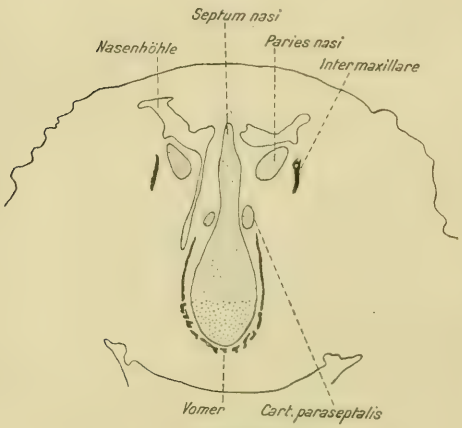
bildet das vorderste Ende des Schädels. Deckknochen sind ihm seitlich angelagert (Fig. 25), reichen aber nicht so weit proximalwärts. Der ventrale Rand des Rostrums ist über seine ganze Länge abgerundet, der dorsale Rand ist zugespitzt (Fig. 25). Weiter distalwärts besteht das Septum aus einem dünneren dorsalen Teil und einem breiteren ventralen Abschnitt (Fig. 20).

Der dorsale dünnere Teil des Septums endet distal plötzlich und geht in eine ungefähr quer zur Achse des Kopfes gestellte Knorpelplatte, Lamina cribrosa, über. Diese hängt nicht mit dem ganzen dünneren Septumabschnitt zusammen, sondern nur mit dessen oberem Teil, ventral von dieser Verbindung ist der untere Teil des dünnen oberen Septums jederseits durch einen feinen Spalt begrenzt (Fig. 19 links). Der ventrale dickere Teil des Nasenseptums setzt sich nach hinten in den erwähnten kräftigen Knorpelstiel fort, welcher die Verbindung zwischen Ethmoidalregion und Orbito-temporal-Region bildet.

In der Gegend der äußeren Nasenapertur finden sich Knorpelreste, welche wie eine dorsale Fortsetzung des Nasenseptums anmuten (Fig. 22). Sie weisen darauf hin, daß das Septum hier einmal einmal eine größere Höhe hatte.

Solum nasi. An der Stelle, wo der dünnere obere in den dickeren unteren Teil des Nasenseptums übergeht, findet man auf dem Querschnitt dem Septum eine Knorpelplatte unmittelbar angelagert (Fig. 20, 21, 24). Sie besitzt keine Verbindung mit dem Septum. Sie hat längliche Gestalt, wie man am besten auf Tafelfig. III erkennt. Wir trafen sie auch beim jüngeren Embryo an, dort haben wir sie als Anlage der Cartilago paraseptalis gedeutet. Die Ähnlichkeit mit einem Paraseptalknorpel anderer Säuger hat in diesem Stadium zugenommen. Die Lage des langgestreckten Knorpels, dessen distales Ende medial vom Nasengang liegt (Fig. 20), spricht zugunsten dieser Auffassung. Wie bei anderen Säugern, so steht

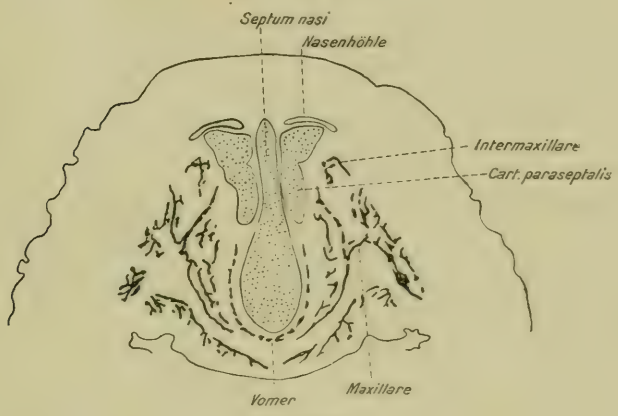
Fig. 20.



Schnitt 269.

auch hier der Paraseptalknorpel in Verbindung mit anderen Knorpelteilen, die als Reste der Nasenseitenwand und des Nasenbodens aufzufassen sind. Während diese aber Lageveränderungen aufweisen, hat der Paraseptalknorpel seine primitive Lage behalten. Das weit proximalwärts reichende vordere Ende kann als eine Andeutung der ursprünglichen Ausdehnung der ganzen Nasenkapsel aufgefaßt werden. Wichtig scheint mir die Wahrnehmung Eschrichts, der bei Bartenwalen gleichfalls einen langgestreckten Knorpelstab, welcher seitlich dem Septum angelagert was, feststellen konnte[1]. Dieser reichte relativ noch weiter nach vorn, wie die Nasenkapsel bei den

Fig. 21.



Schnitt 245.

Bartenwalen nach seinen Abbildungen überhaupt besser erhalten zu sein scheint.

Auf Fig. 21 sieht man den Paraseptalknorpel im Zusammenhang mit einem dorsal von ihm gelegenen Knorpelstück, dessen Deutung schwieriger ist. Es ist fraglich, ob wir es hier mit einem ursprünglichen Bodenabschnitt der Nasenkapsel zu tun haben, etwa der Lamina transversa anterior entsprechend, oder ob es als ein Rest der seitlichen Nasenwand aufzufassen ist. Es stellt eine Verbindung her zwischen dem Paraseptalknorpel und einer platten Spange, welche an ihrem hinteren Ende entspringt, seitlich vom Nasengang (Fig. 20) in distaler Richtung verläuft (Paries nasi) und mit dem Nasendach in homokontinuierlicher Verbindung steht.

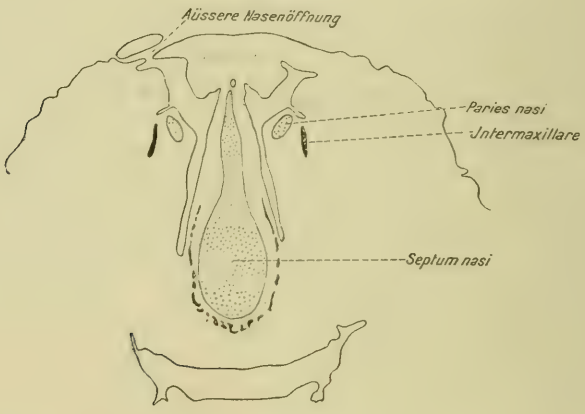
---

[1] Siehe Taf. II in »Ni Tavler til Oplysning af Hvaldyrenes Bygning«. Vidensk. Selsk. Skr. 5 Raekke. naturwidenskab. og math. Afd. 9 Bd. I.

Paries nasi. KÜKENTHAL[1] hat die beschriebene Spange bereits als einen Rest der Seitenwand der Nase aufgefaßt. Am jüngeren Stadium haben wir sie auch gefunden, sie stand da jedoch mit dem Nasendach noch nicht in Verbindung. Boden und Seitenwand verknorpeln also nicht im Zusammenhang mit dem Rest der Nasenkapsel, sondern selbständig.

Die Verbindung der Spange mit den hinteren oberen Teilen der Nasenkapsel zeigt eine Eigentümlichkeit, die Erwähnung verdient. Nahe ihrem hinteren Ende spaltet sie sich nämlich in zwei übereinander liegende Stäbe, die sich beide mit dem Nasendach verbinden, dabei eine kleine Öffnung zwischen sich fassend.

Fig. 22.



Schnitt 276.

Das Foramen basale wird durch die Verbindung von Nasenboden und Nasenseitenwand von der Fenestra narina getrennt. Durch den Schwund des größten Teiles der Seitenwand hat das Foramen basale eine große Ausdehnung in lateraler Richtung erfahren.

Die Fenestra narina blickt nach oben. Sie wird lateral durch die Seitenwandspange, die ungefähr horizontal verläuft, begrenzt. Nach vorn bildet das verdickte Knorpelstück, durch welches die Seitenwandspange mit dem Paraseptalknorpel zusammenhängt, die Begrenzung der Fenestra narina. Die distale Begrenzung liefert das rückgebildete Nasendach. Im Vergleich zum jüngeren Stadium hat sich die Stellung der Fenestra narina geändert. Dort blickte die Öffnung mehr nach vorn als nach oben. Diese Stellungsänderung

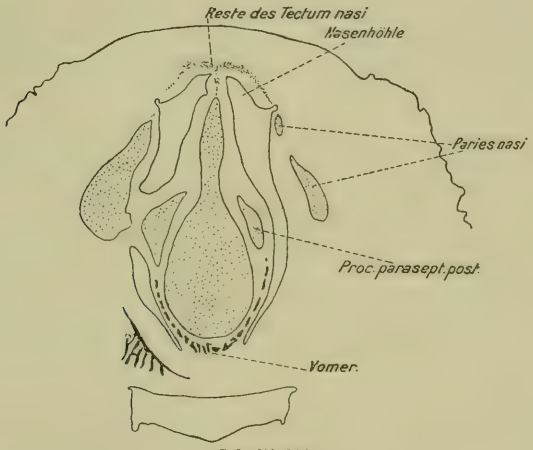
[1] W. KÜKENTHAL, Untersuchungen an Waltieren, Jena 1889.

ist zurückzuführen auf Dorsalwärtsverschiebung des proximalen Begrenzungsrandes und auf weiteren Schwund des Nasendaches.

Tectum nasi. Dieses zeigt im Vergleich zum jüngeren Stadium weitere Rückbildung. Nur auf wenigen Schnitten findet man ein Bild wie Fig. 19, welches an das Querschnittsbild der Säugernasenkapsel erinnert. Etwas weiter nach vorn wird der Knorpel des Tectum nasi weniger scharf begrenzt (Fig. 22, 23) und geht schließlich in eine Zone verdichteten kernreichen Gewebes über, welches auf die ursprünglich größere Ausdehnung des Nasendaches hinweist.

Das Nasendach ist an dem oberen Rand der Lamina cribrosa befestigt. Über diesen Rand hinaus setzt es sich in distaler Rich-

Fig. 23.



Schnitt 300.

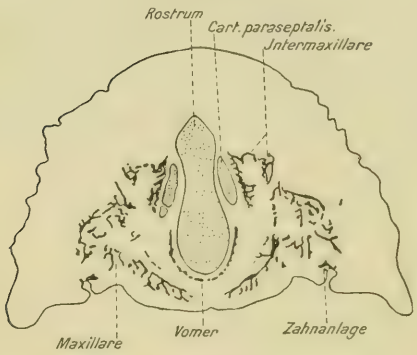
tung fort. Den Namen Nasendach verdient diese distale Fortsetzung nicht, lagert sie doch dorsal vom vordersten Hirnpole (Fig. 18). Auch beim jüngeren Embryo fanden wir einen derartigen vorderen Dachabschnitt der Hirnkapsel. Auf dem Querschnitt erkennt man, daß diese Knorpellamelle aus zwei miteinander verwachsenen Teilen besteht. Sie scheint mir nicht als Crista Galli bezeichnet werden zu dürfen, diese stellt doch eine Verlängerung des Septum nasi dar und liegt in der Medianfläche, während die hier beschriebene Lamelle quer zur Medianfläche gestellt ist[1].

[1] Anmerkung bei der Korrektur. Mit Freund, der am jungen Schädel von *Halicore* einen ähnlichen Fortsatz beschrieb, können wir ihn als Spina mesethmoidalis bezeichnen. (L. Freund, Beitr. zur Entwicklungsgesch. des Schädels von *Halicore dugong* Erxl. Semon, Zool. Forschungsreisen IV. 1908).

Die Lamina cribrosa ist klein. In der Medianlinie hängt sie mit dem distalen Rande des Septums zusammen.

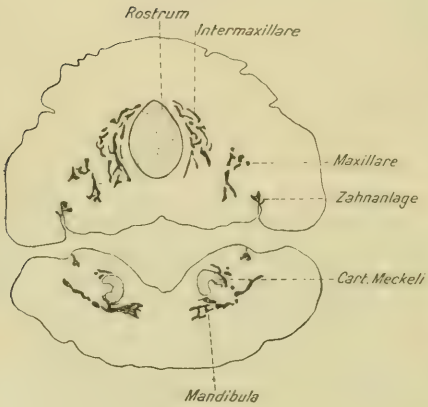
Sie ist durchbohrt durch jederseits zwei Öffnungen, welche wahrscheinlich Fila olfactoria zum Durchtritt dienen. Auch bei diesem Embryo läßt sich dieses leider nicht einwandfrei feststellen, gerade die Nerven sind in den Präparaten dieser Serie unscharf begrenzt und schwierig zu verfolgen.

Fig. 24.



Schnitt 194.

Fig. 25.



Schnitt 88.

Das rückgebildete Nasendach sowie die Lamina cribrosa setzen sich seitlich in einer Knorpelmasse fort, welche von vorn her konkav ausgehöhlt ist. Sie entspricht dem beim jüngeren Embryo als Cupula posterior beschriebenen Teile. Ihre hintere Begrenzungsfläche stellt eine Fortsetzung in ventraler Richtung von der Lamina cribrosa dar, welche dem Planum antorbitale anderer Säuger entspricht. Durch das Os frontale ist der laterale Teil dieser Fläche von der Begrenzung der Hirnkapsel ausgeschlossen. Topographisch ist der Name »Planum antorbitale« in diesem Falle nicht richtig, an der Begrenzung der Orbita beteiligt sich die Fläche nicht. Medianwärts ist sie durch einen feinen Spalt vom distalen Rand des Septum nasi getrennt.

Außer einer hinteren Begrenzungsfläche besitzt die Cupula posterior eine kurze Seitenwand und einen kleinen Bodenabschnitt, welcher der Lamina transversa posterior zu vergleichen ist. Vom medialen Teile dieser dicken Bodenplatte ragt neben dem Septum ein kurzer Fortsatz nach vorn, welcher, verlängert gedacht, mit dem

Cartilago paraseptale zusammentreffen würde. Es scheint mir nicht zu gewagt, diesen Fortsatz als einen Processus paraseptalis posterior zu bezeichnen (Fig. 23).

Die Seitenwand der Cupula posterior setzt sich ein wenig weiter nach vorn fort als der Processus paraseptalis posterior, sein dorsaler Teil geht in die oben beschriebene Knorpelspange über, welche als Paries nasi dargestellt wurde.

Wie beim jüngeren Stadium, so fehlt auch hier eine seitliche Verbindung zwischen der Orbito-temporal-Region und der Ethmoidalregion; eine Commissura spheno-ethmoidalis ist nicht vorhanden. Vielleicht hängt die besonders massive Ausbildung des mittleren Verbindungsarmes mit dieser Tatsache zusammen.

Eschricht bildet auf der schon oben erwähnten II. Tafel seiner nachgelassenen Arbeit[1] bei einem Embryo von *Balaena japonica* eine Commissura spheno-ethmoidalis ab. Sie fehlt demnach nicht allen Walen.

Für das Fehlen dieser Verbindung bei *Phocaena* ist aber vielleicht auch noch ein anderes Moment verantwortlich zu machen, nämlich die Proximalwärtsverschiebung der Ethmoidalregion als Ganzes, wodurch sie von den Orbitalflügeln abgerückt wird.

Die Fissura orbito-nasalis, welche bei anderen Säugern ein schmaler Spalt geworden ist, dadurch, daß die Nasenkapsel sich bis unter die Hirnkapsel fortsetzt, ist hier eine weite nach oben nicht abgeschlossene Öffnung. Daran mag zum Teil die geringere Entfaltung der Nasenkapsel schuld haben. Sie scheint mir aber außerdem auf ein stärkeres Längenwachstum der medianen Verbindung zwischen Orbito-temporal- und Ethmoidalregion zurückzuführen zu sein. Das schon bei Beschreibung des jüngeren Stadiums erwähnte starke Längenwachstum des Nasenseptums und Rostrums betrifft also auch weiter distalwärts gelegene, mediane Schädelpartien (Septum interorbitale), in welche das Nasenseptum sich unmittelbar fortsetzt.

Im Vergleich zum jüngeren Stadium hat sich die quergestellte Lamina cribrosa, welche die hintere Begrenzung der Ethmoidalregion gegenüber der Hirnkapsel bildet, noch mehr aufgerichtet. Diese Aufrichtung wird nach Boenninghaus durch die Biegung desjenigen Teiles der Balkenplatte, worin das Präsphenoid sich anlegt, bedingt.

[1] l. c. S. 27.

Sie ist eine Teilerscheinung der Aufrichtung der Nasenachse. Als solche kann man sich eine Linie denken, welche die Lamina cribrosa mit der Mitte der Fenestra narina verbindet (Gaupp). Diese Linie verläuft erheblich steiler beim älteren *Phocaena*-Embryo, als dieses beim jüngeren Stadium der Fall war. Zu derselben Erscheinungsgruppe gehört die Tatsache der Aufrichtung des Rostrum. Der beim Stadium von 48 mm nach unten offene, stumpfe Winkel hat sich hier vergrößert, so daß Rostrum und Schädelbasis ungefähr in einer geraden Linie liegen.

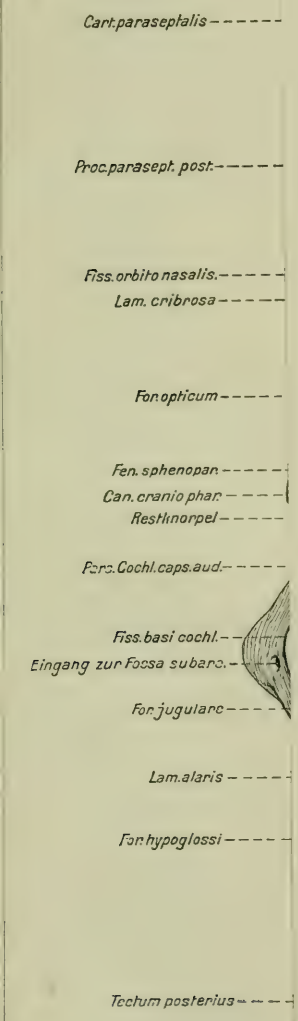


Fig. 3.
Rechte Seitenansicht des Modells.

Dorsalansich

de Burlet.

J. Prys del.

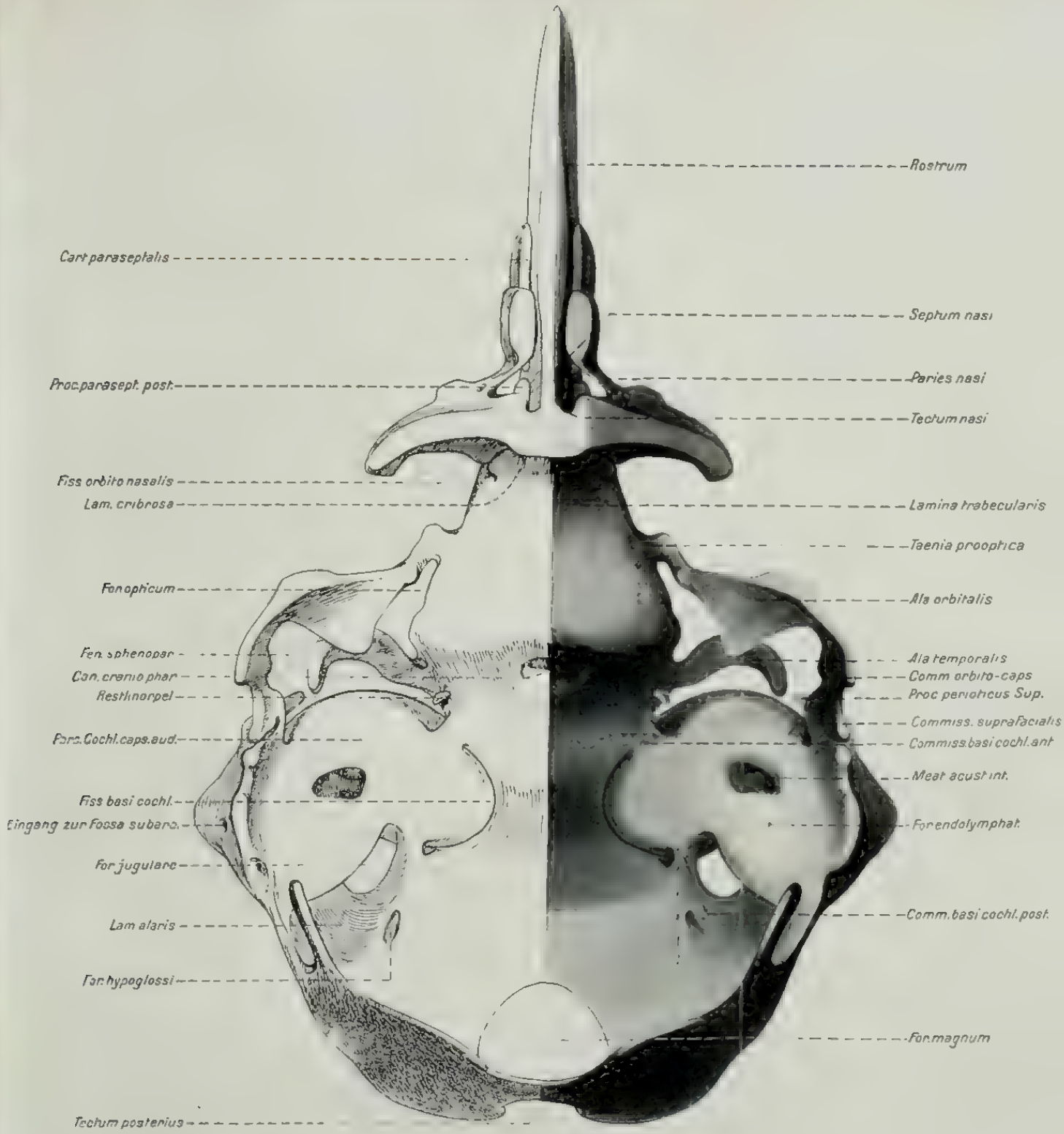


Fig. 1.
Dorsalansicht des bei 15facher Vergrößerung hergestellten Modells des Primordialcranium eines Embryo von Phocaena communis von 92 mm.

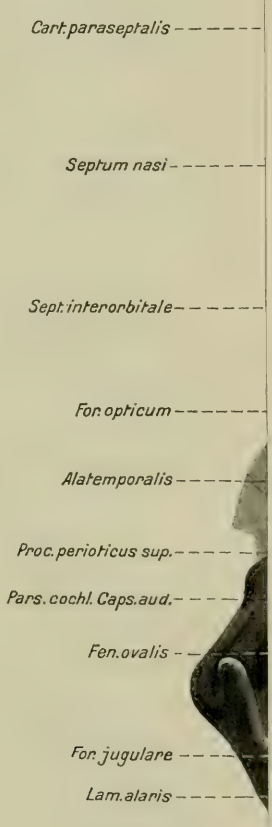


Fig. 3.
Rechte Seitenansicht des Modells.

de Burlet.

J. Prys del.

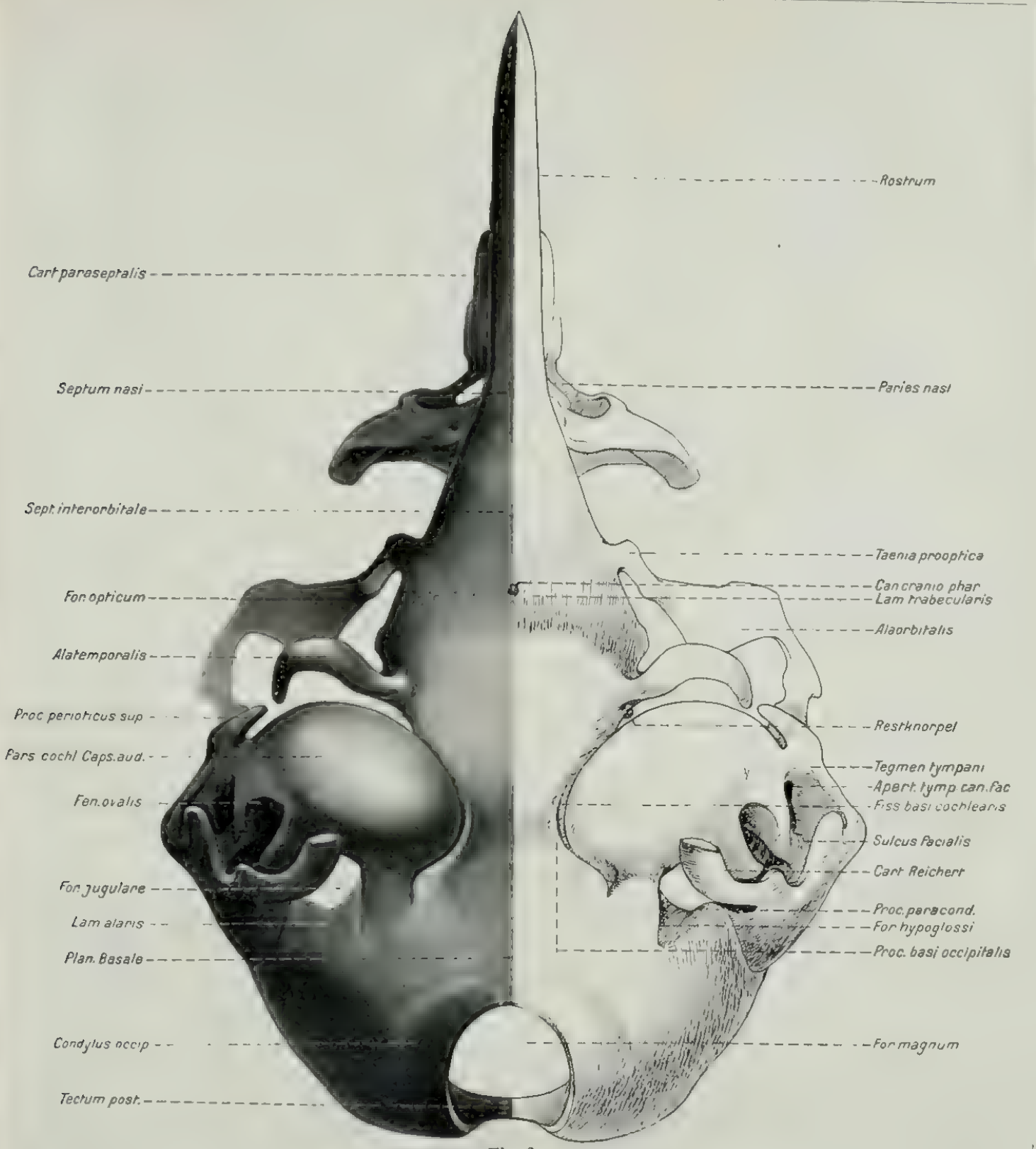


Fig. 2.
Ventralansicht des Modells.

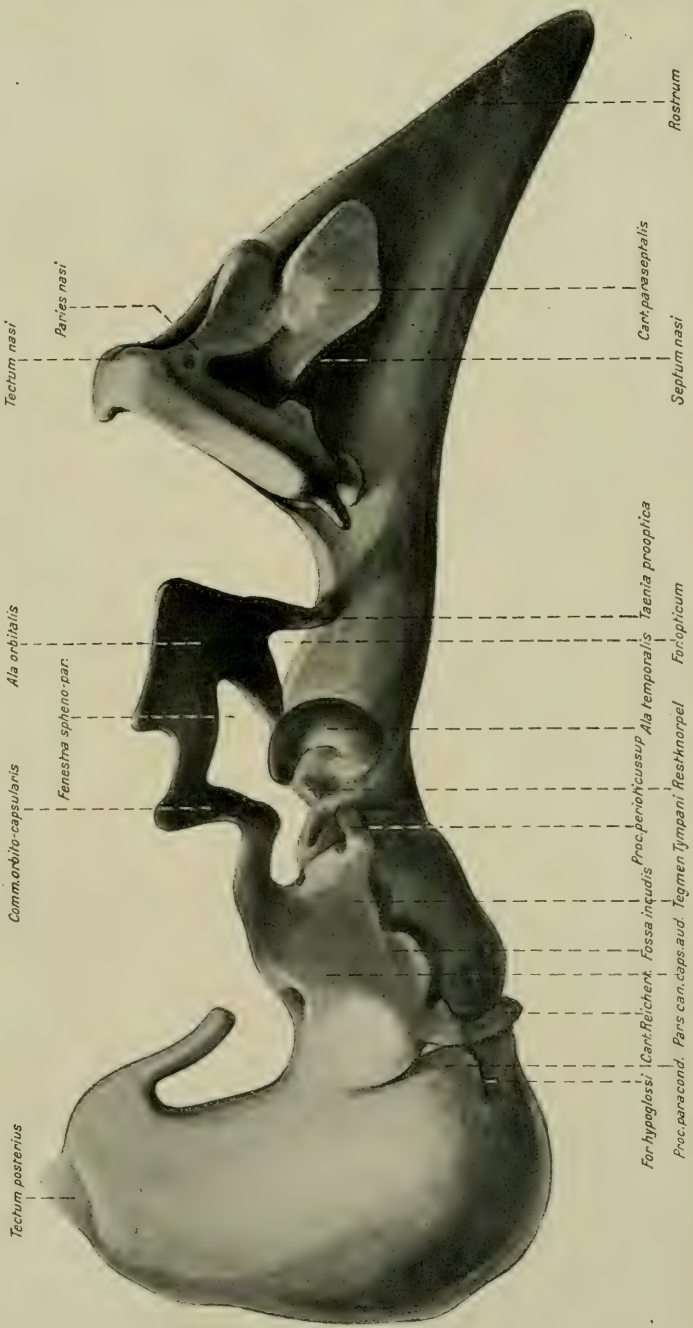


Fig. 3.
Rechte Seitenansicht des Modells.

Abnorme Muskeln der Achselgrubenwandungen des Menschen.

Von

Georg Ruge.

Die zusammenfassende Behandlung der Muskeln des Stammes im Handbuch der Anatomie des Menschen[1] berücksichtigt auch die Gliedmaßenmuskulatur der Brust und des Rückens, wobei eine größere Reihe von regelwidrigen Muskelbefunden vorgeführt werden, welche an den Wandungen der Achselgrube aufgenommen und z. T. unter dem Namen eines Achselbogens bekannt sind. Die Darstellung dieser Varietäten ist weder eine zusammenfassende noch klare, da Zusammengehörendes auseinandergerissen und Fremdartiges aneinandergefügt ist. Manche sichergestellten Ergebnisse der Forschungen sind dort wieder in Frage gestellt. Dies hat mich veranlaßt, alle bekannt gewordenen und brauchbaren Beobachtungen über den Gegenstand aufs neue zu prüfen und nach bewährten Grundsätzen nochmals einer Beurteilung zu unterwerfen. Der mühevollen Aufgabe habe ich mich unterzogen, weil ich den Gegenstand für bedeutungsvoll halte, insofern er weite Rückblicke in den gewordenen Bau des menschlichen Körpers gestattet und zugleich anzeigt, was dem Menschen auf dem betreffenden Gebiete eigens zukommt. Die physische Anthropologie wird sich in Zukunft mit dem hier Sichergestellten zu beschäftigen haben, was dazu auffordert, abgeklärte Vorstellungen vom Werdegange der anatomischen Einrichtungen möglichst scharf zu formulieren. Abklärungen vollziehen sich allmählich, was dem Fortschreiten alles Erkennens innewohnt. Deshalb geben wir schwer Errungenes nicht leichten Kaufes preis.

[1] 21. Lieferung des Handbuches der Anatomie des Menschen, herausgegeben von Prof. Dr. Karl von Bardeleben (2. Band, 2. Lieferung. Erster Teil). Jena 1912. Bearbeitet durch Prof. P. Eisler.

Wandlungen an den Achselgrubenwandungen.

Nach Sichtung der einschlägigen Befunde und gestützt auf sie ist es möglich, eine übersichtliche und kurze Darstellung von den vielseitigen Neubildungen zu geben, welche an den Wandungen der menschlichen Achselgrube durch deren umgebende Muskulatur verursacht werden.

Die Wandflächen der Achselgrube erhalten durch neu entstandene, muskulöse Apparate, welche in zahlreichen Spielarten sich offenbaren, nicht selten eine Verstärkung. Diese Erscheinung stellt sich, soweit bekannt, unter den Primaten nur beim Menschen ein. Hieraus ist zu entnehmen, daß die Gestaltung der menschlichen Achselgrube die Bedingungen für einen neuen Ausbau in sich faßt, was mit der allseitigen Bewegungsfreiheit der oberen Gliedmaße im ursächlichen Zusammenhange stehen mag.

An der Neubildung der axillaren Wandflächen betätigen sich der Hautrumpfmuskel und Latissimus dorsi. Ersterer erzeugt von sich aus eine Reihe von Einrichtungen, welche der vorderen, der oberen-seitlichen sowie der hinteren Wandung als Verstärkungen zugute kommen. Er zieht außerdem den Latissimus in seine Kreise und läßt ihn am Wechsel des Aufbaues der Achselgrubenwand Anteil nehmen. Einmal hineinbezogen in das für Neugestaltungen geeignete Gebiet, spielt der Latissimus auch eine selbständigere Rolle, indem er den anfangs aktiv vermittelnden Hautmuskel zurückdrängt und ihn dann nur noch als passiven Vermittler für neu angebahnte Beziehungen gelten läßt.

1. Abschnitte des Hautmuskels sind erhalten. Sie gehen von den Insertionsstellen der Mm. pectorales, d. i. vom Coracoid, von der Fascie des Coraco-brachialis und Biceps oder von der Crista tuberculi majoris aus und strahlen zur seitlichen oder dorsalen Fläche des Rumpfes aus.

a. Seitliche Bündelreste. Sie gelangen von den pectoralen Insertionsstätten aus zur vorderen oder seitlichen, den Serratus anterior bedeckenden Fascie, schließen sich als steiler verlaufende Bündel dem vorderen, costalen Randabschnitte des Latissimus an und biegen als dorsale Hautbündel zur Rückenfläche des letzteren um.

Beziehungen zur Achselgrube finden sich an deren vorderer und seitlicher Wandung und werden durch die Anlehnung der Bündel an den Latissimus auf die hintere Wand übergeleitet.

Handelt es sich um die Ausbildung eines selbständigeren Mus-

kels, so kann er ein einfacher, pectoraler, vorderer Achselgrubenmuskel genannt werden.

b. Dorsale Bündelreste. Sie erhalten sich oft als die weitest oral gelegenen, welche von den pectoralen Ansatzstellen ausgehen, die Achsel durchqueren, um an der Endsehne des Latissimus entweder in urtümlicher Art dessen Dorsalfläche zu erreichen, oder in veränderter Weise Anheftungen an der Latissimus-Sehne zu gewinnen. Dadurch werden sie achselständig und bilden die Bausteine für die verschiedensten Formen eines oberen-seitlichen, einfachen pectoralen Achselgrubenmuskels. Er ist als ein muskulöser Achselbogen in vielen Zuständen bekannt, welcher an der Seitenwand dem Gefäßnervenstrang eng auflagert und die Wand verstärkt.

c. Seitliche und axillare Bündelreste bestehen gleichzeitig. Das gleichzeitige Auftreten beider Elemente kann einerseits einen verschiedenartig einheitlichen vorderen-oberen, einfachen, pectoralen Achselgrubenmuskel in die Erscheinung rufen, andererseits die als *a* und *b* aufgeführten Muskeln zugleich erzeugen.

d. Rückbildung des vorderen und des oberen Achselgrubenmuskels zur Aponeurose oder Fascie. An Stelle der Muskeln werden Sehnenplatten angetroffen. Sie breiten sich einerseits zwischen den humeralen Ansatzpunkten der Mm. pectorales und der Serratus-Fascie oder dem Vorderrande des Latissimus als vordere pectorale Achselgruben-Aponeurose aus, gelangen andererseits von jenen Ansatzstellen zur Latissimus-Endsehne als obere pectorale Aponeurose der Axilla. Letztere ist als sehniger Achselbogen (Langers) bekannt. Muskelbündelreste können in beide Aponeurosenarten eingestreut sein; sie sind Zeugen für das hier gekennzeichnete Wesen der Aponeurosen, welche die Eigenschaften von dünnen Fascien annehmen können.

Alle pectoralen Achselgrubenmuskeln müssen als Abkömmlinge der Pectoralis-Gruppe Äste der vorderen Thoracalnerven beziehen.

2. Verschmelzung der pectoralen Achselgrubenmuskeln mit Abschnitten des Latissimus dorsi. Ausgesprochene Formen von Verschmelzungen der zwei Muskelgebiete führen uns zusammengesetzte Achselgrubenmuskeln vor Augen, deren pectoraler Bestand von vorderen, deren Latissimus-Anteil von dorsalen Thoracalnerven versorgt werden. Die Muskeln sind also zweinerviger, diploneurer Natur.

a. Vorderer zusammengesetzter Achselgrubenmuskel. Er geht von Ansatzstellen der Mm. pectorales aus und gelangt zu den vom Vorderrande des Latissimus abgespaltenen, costalen Bündelmassen. Vordere, auf der Serratus-Fascie ausstrahlende Hautmuskelreste können dabei erhalten sein. Die Durchwachsung der pectoralen und Latissimus-Anteile ist verschiedengradig durchgeführt. Wenn die Verschmelzung bis zur Latissimus-Endsehne ausgedehnt ist, so kann ein Teil derselben als Zwischensehne in den zusammengesetzten Muskel hineinbezogen sein.

b. Oberer-seitlicher zusammengesetzter Achselgrubenmuskel. Er besteht aus einem pectoralen, die seitliche Achselgrubenwand quer von vorn nach hinten durchziehenden, achselständigen Abschnitt. Dieser ist durch einen Teil der Latissimus-Endsehne mit einer abgespaltenen Latissimus-Fleischmasse in allen möglichen Graden von Selbständigkeit zu einem zweibäuchigen Muskel vereinigt. Beide Bäuche sind durch eine Zwischensehne getrennt und zugleich vereinigt.

Die Zwischensehne unterliegt zuweilen einer Auflösung, so daß die Fleischfasern beider Bäuche sich streckenweise enger aneinanderfügen.

c. Vorderer und oberer, zusammengesetzter Achselgrubenmuskel treten gleichzeitig auf. Eine breite pectorale Platte geht von den Stätten der Pectoralis-Insertionen aus. Sie verbindet sich einerseits durch eine Zwischensehne, einen Teil der Latissimus-Endsehne, mit einem Abschnitte des Latissimusbauches, geht andererseits unmittelbar in dessen costalen Vorderrand über. Dieser Zustand setzt Bestände von seitlichen und axillaren Hautmuskelresten voraus.

d. Der pectorale Bauch des zusammengesetzten Muskels verkümmert, der Latissimus-Anteil gewinnt an Ausdehnung.

3. Latissimus-Achselgrubenmuskel. Er stellt sich nach der Umwandlung des pectoralen Abschnittes des vorigen Muskels zur Sehnenplatte ein. Die Zwischensehne des zweibäuchigen Gebildes wird in letztere hineinbezogen. Die allein erhaltenen Fleischfasern des Latissimus werden durch die pectorale Sehnenplatte zum Humerus geleitet und können durch deren Vermittlung bis in die Nähe der Ansatzstellen der Mm. pectorales gelangen.

Der Achselgrubenmuskel ist auch in diesem Falle ein zusammengesetztes Gebilde, besteht aus pectoralen und Latissimus-Elementen. Erstere sind in der humeralen Ansatzsehne, letztere

im Muskelbauche erhalten. Äste dorsaler Thoracalnerven versorgen diese seltenere Form eines Achselgrubenmuskels, welcher oftmals und auch in neuerer Zeit noch die Unterlage für die irrtümliche Anschauung abgegeben hat, daß Latissimus und Pectoralis-Gruppe in einem ursprünglichen Verbande sich befunden haben. Der Verband wird in Wahrheit durch den pectoralen Hautmuskel vermittelt, welcher den Latissimus zu den Ansatzstellen der Mm. pectorales überleitet.

Es lassen sich auch hier ein vorderer und ein oberer Latissimus-Achselgrubenmuskel unterscheiden. Die Grenze zwischen ihnen ist indessen durch die Verödung der Zwischensehne eines zweibäuchigen Vertreters der Reihe verschwunden. Reinere Formen der einen oder anderen Art lassen sich aber zuweilen nachweisen.

a. Vorderer Latissimus-Achselgrubenmuskel. Um ihn handelt es sich, wenn etwa costale Ursprungsbündel des Latissimus, abgelöst vom Bauche, selbständig zur Crista tuberculi majoris oder anderen Ansatzstellen der Pectorales gelangen, wo sie von der Endsehne des Pectoralis major bedeckt sind.

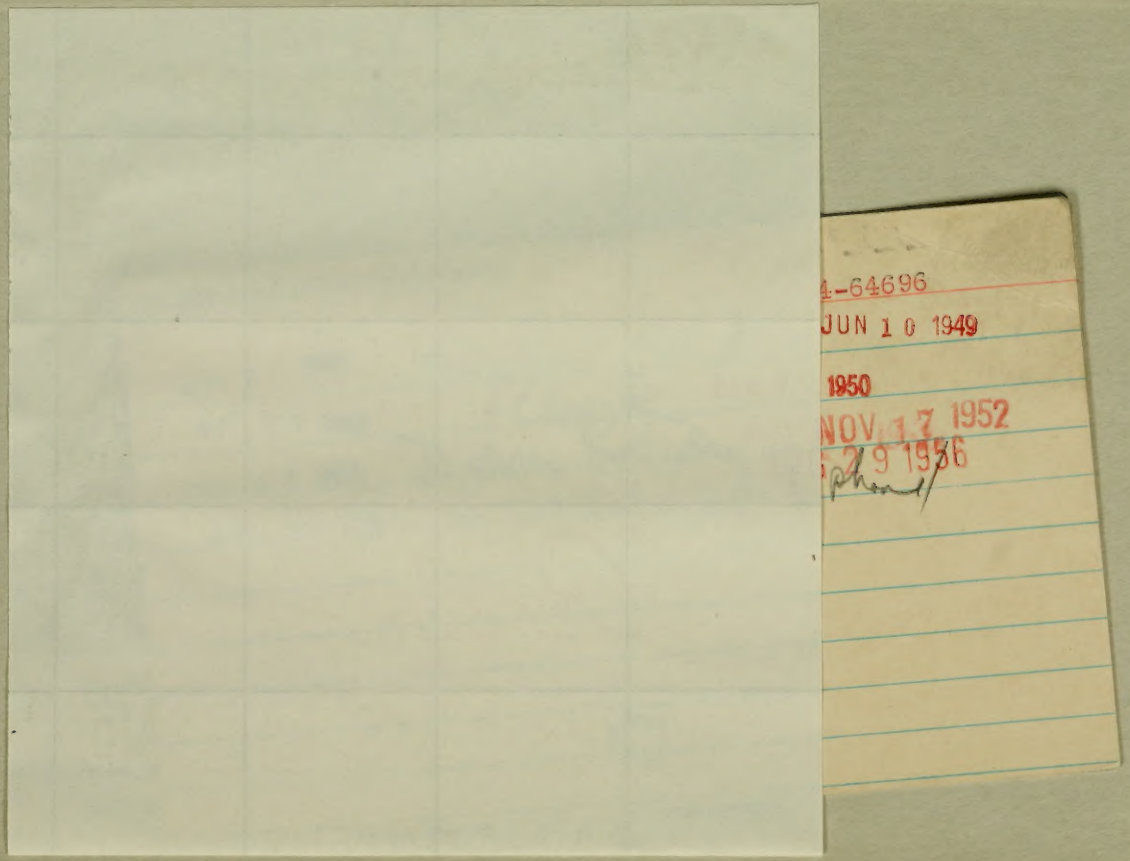
b. Oberer-seitlicher Muskel. Sind Latissimusteile in der Nähe dessen Endsehne abgespalten und in querem Verlaufe durch die seitliche Achselgrubenwand zu Pectoralisstellen am Humerus zu verfolgen, so wird es sich um ihn handeln.

c. Ausstrahlen des Latissimus in die Fascie der Achselgrube. Die Rückbildung des pectoralen Hautmuskels zur Fascie der vorderen oder seitlichen Wand der Achselgrube setzt die Verkümmerung von ausgesprochenen, humeralen Anheftungen der Fascie voraus. War eine Vereinigung des Latissimus mit den Hautmuskelresten eingeleitet gewesen, so kann sie sich in der Ausstrahlung von Latissimusbündeln in die Achselfascie erhalten. Der Befund leitet sich also von einem zusammengesetzten Muskel ab. Ist die Fascie mittelst aponeurotischer Stränge noch zur humeralen Pectoralis-Insertion verfolgbar, so ist sie ohne weiteres auf axillare Hautmuskelreste beziehbar.

Alle hier besprochenen Latissimus-Abweichungen lassen sich nur im Zusammenhange mit dem Hautmuskel verstehen und unterscheiden sich von anderen, welche unbeeinflußt von ihm ihre eigene Geschichte haben.

Es lassen sich drei Phasen in den Umgestaltungen des Muskelapparates der Axilla auseinanderhalten, deren Produkte als primäre (s. Nr. 1), sekundäre (s. Nr. 2) und tertiäre (s. Nr. 3) Formen gelten können.

Die tertiären Formen täuschen einen primären Zustand höchstens vor, sind aber abgeleitete, da der Latissimus seiner dorsalen Anlage nach ursprünglich nicht in das ventrale Pectoralis-Gebiet hineingehört.


4-64696
JUN 10 1949
1950
NOV 17 1952
29 1956

AMNH LIBRARY
100130373